



Capítulo 19

A Influência de Interações Populacionais na Estrutura de Comunidades

19.1 Introdução

a competição interespecífica pode determinar quais, e quantas, espécies coexistem

Uma única espécie pode influenciar, de diversas formas, a composição de toda a comunidade. Cada espécie provê recursos para seus predadores e parasitos. Algumas espécies (p. ex., árvores), entretanto, fornecem uma ampla gama de recursos que são utilizados por um grande número de espécies consumidoras (discutido no Capítulo 3). Por exemplo, os carvalhos podem ter grande influência na determinação da composição e da diversidade da comunidade da qual fazem parte, pois fornecem bolotas (frutos), folhas, gravetos e raízes para seus herbívoros especialistas, bem como uma similar ampla gama de matéria orgânica morta que é explorada por detritívoros e decompositores (ver Capítulo 11). As espécies podem também ajudar a determinar a composição e a diversidade de comunidades por meio de sua influência sobre as condições (ver Capítulo 2). Assim, plantas de grande porte podem criar micro-habitats que abrangem as necessidades de nicho de muitas plantas de menor porte e animais, e grandes animais fornecem variadas condições sobre e dentro dos seus corpos, que podem ser explorados por diversos parasitos (ver Capítulo 12). Durante o processo de sucessão, vimos também que algumas espécies colonizadoras mudam as condições do ambiente e acabam por favorecer a entrada de espécies tardias (ver Capítulo 16). Então, não vamos nos aprofundar mais nestes processos.

Este capítulo examina as formas pelas quais competição, predação e parasitismo moldam comunidades. As idéias que apresentamos refletem um debate que tem sido central para a ecologia durante as últimas quatro décadas. Como explicaremos a seguir, existem razões teóricas convincentes para se esperar que a competição interespecífica seja importante na moldagem de comunidades mediante a determinação de quais – e quantas – espécies podem coexistir. De fato, a competição foi interpretada como sendo de suprema importância na visão prevalente entre ecólogos na década de 1970 (MacArthur, 1972; Cody, 1975). Posteriormente, a sabedoria convencional mudou de sua visão monolítica para outra que dava maior impor-

tância a fatores estocásticos e de não-equilíbrio, como perturbações físicas e inconstância em condições (ver Capítulo 16), e para o importante papel de predação e parasitismo (p. ex., Diamond e Case, 1986; Gee e Giller, 1987; Hudson e Greenman, 1998). Consideraremos o papel da competição interespecífica em termos teórico e prático, antes de avançarmos para outras interações populacionais que, para algumas comunidades e para alguns organismos, fazem a competição ser muito menos influente.

19.2 Influência da competição na estrutura de comunidades

A visão de que a competição interespecífica atuava de forma central na moldagem de comunidades foi inicialmente promovida pelo princípio de exclusão competitiva (ver Capítulo 8), o qual prevê que se duas ou mais espécies competem por recurso limitado, todas, exceto uma, serão extintas. Algumas variantes mais sofisticadas desse princípio, como o conceito de similaridade limitante, similaridade ótima e empacotamento de nicho (*niche packing*) (ver Capítulo 8), têm sugerido a existência de um limite à similaridade de espécies competidoras e, portanto, um limite ao número de espécies que podem ajustar-se em uma comunidade antes do nicho disponível ficar completamente saturado. Dentro desta abordagem teórica, a competição interespecífica é obviamente importante, já que exclui determinadas espécies de algumas comunidades e determina precisamente quais espécies coexistem em outras. A questão crucial, entretanto, é: qual a importância desses efeitos teóricos no mundo real?

19.2.1 Prevalência de competição contemporânea em comunidades

Não existe discussão sobre a questão de a competição às vezes afetar a estrutura de comunidades; ninguém duvida de sua importância em alguns

a competição nem sempre é de fundamental importância

casos. De forma semelhante, ninguém argumenta que a competição é de suprema importância em todas as situações. Em comunidades onde espécies estão competindo entre si todos os dias ou mesmo de minuto em minuto, e também onde o ambiente é homogêneo, existe consenso de que a competição atua de forma decisiva na sua estruturação. Por outro lado, suponha que outros fatores impeçam as interações competitivas de chegarem ao ponto de haver exclusão competitiva, por exemplo, diminuindo densidades ou periodicamente alternando quem é o competidor mais forte. Nesse contexto, Hutchinson (1961) observou que comunidades fitoplanctônicas geralmente são muito diversas, apesar da baixa oportunidade de partilhamento de recursos (o seu "paradoxo do plâncton"), e sugeriu que flutuações breves em condições (p. ex., temperatura) ou recursos (luz ou nutrientes) podem impedir a ocorrência de exclusão competitiva e permitir alta diversidade. Floeder e colaboradores (2002) testaram esta hipótese, comparando a diversidade de espécies em inóculos de comunidades fitoplanctônicas naturais em microcosmos mantidos em alta ($100 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou baixa ($20 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) luminosidade, com diversidades obtidas quando os níveis de luz foram periodicamente trocados de alto para baixo e então o contrário novamente a cada 1, 3, 6 ou 12 dias em um experimento de 49 dias. Conforme o previsto por Hutchinson, as diversidades foram altas sob condições flutuantes, em que foi menor a probabilidade de a competição interespecífica resultar em exclusão competitiva (Figura 19.1).

Talvez a forma mais direta de determinar a importância da competição na prática seja a análise de resultados de manipulações experimentais em campo. Nesses estudos, uma dada espécie é removida ou adicionada à comunidade em estudo, e então monitoram-se as respostas das outras espécies. Dois levantamentos importantes de experimentos de campo sobre

revisões da literatura sugerem que a competição é comum...

competição interespecífica foram publicados em 1983. Schoener (1983) examinou os resultados de todos os experimentos que pôde encontrar – ao todo 164 estudos – e percebeu que números semelhantes deles envolviam plantas terrícolas, animais terrícolas e organismos marinhos, mas que estudos de organismos de água doce compunham somente metade do número de estudos feitos com outros grupos. Entre os estudos terrícolas, a maioria tratava de regiões temperadas e populações continentais, com relativamente poucos abordando insetos fitófagos (comedores de planta). Qualquer conclusão, portanto, está sujeita às limitações impostas pelos sistemas examinados pelos ecólogos. Apesar disso, Schoener constatou que cerca de 90% dos estudos haviam demonstrado a existência de competição interespecífica, especificamente 89, 91 e 94% em organismos terrícolas, de água doce e marinhos, respectivamente. Na mesma linha, quando ele examinou espécies isoladamente ou em pequenos grupos (das quais havia 390), em vez do exame de estudos totais que poderiam incluir vários grupos de espécies, 76% mostraram efeitos de competição ao menos algumas vezes, e 57% mostraram efeitos em todas as condições em que elas foram examinadas. Novamente, os resultados foram semelhantes para organismos terrícolas, límnicos e marinhos. A revisão de Connell (1983) foi mais restrita do que aquela realizada por Schoener: 72 estudos publicados em seis revistas importantes, abordando um total de 215 espécies e 527 experimentos diferentes. A competição interespecífica foi demonstrada na maioria dos estudos, em mais da metade das espécies, e em aproximadamente 40% dos experimentos. Em contraste com Schoener, Connell constatou que a competição interespecífica foi mais prevalente em organismos marinhos do que em terrícolas, assim como era mais comum em organismos grandes do que nos pequenos.

De forma conjunta, as revisões de Schoener e de Connell certamente indicam que a competição interespecífica é algo comum. Sua porcentagem de ocorrência entre espécies é admitidamente menor do que sua porcentagem de ocorrência em estudos completos. Entretanto, isso é esperado, visto que, por exemplo, se quatro espécies estão arranjadas em uma única dimensão de nicho e todas as espécies competem entre si, seriam afetados apenas três das seis (ou 50%) de todos os pares de interações possíveis.

Connell também observou, entretanto, que em estudos de apenas um par de espécies, a competição interespecífica foi quase sempre evidente, e, com mais espécies, a prevalência abaixou acentuadamente (de mais de 90 para menos de 50%). Isso pode ser explicado em parte pelo argumento descrito, mas também pode indicar vies nos pares de espécies estudadas e nos estudos que de fato são registrados (ou aceitos por editores de revistas). É muito provável que a escolha de muitos dos pares de espécies para estudo tenha sido devida à sua natureza "interessante" (porque suspeitavam da existência de competição entre elas) e, se nada é encontrado, isso simplesmente não é registrado. Julgar a prevalência de competição a partir de tais estudos é de certa forma semelhante a julgar a prevalência de padres envolvidos com estupro ou drogas a partir de jornais sensacionalistas. Vies na

...mas os dados podem ser enviesados?

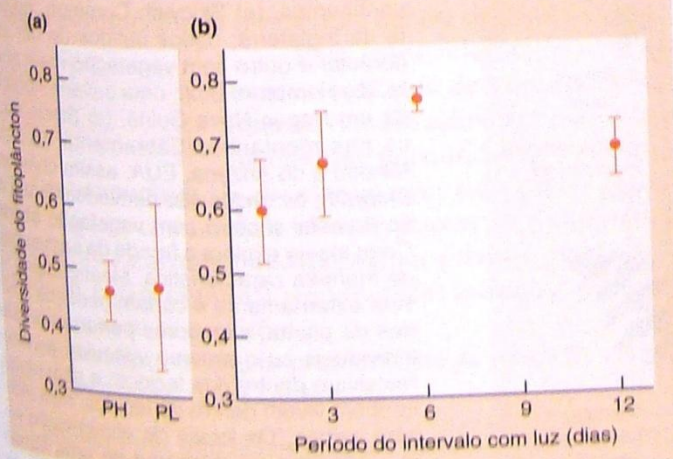


FIGURA 19.1 Diversidade média do fitoplâncton (índice de diversidade de Shannon, \pm EP) ao fim de 49 dias de experimentos (a) com condições constantes de luz e (b) com condições flutuantes de intensidade de luz. PH (permanent high) = intensidade de luz permanentemente alta; PL (permanent low) = luz permanentemente baixa (segundo Floeder et al., 2002).

em abundância de outras. Entretanto, apesar de os coeficientes de competição terem sido suficientemente altos para haver exclusão competitiva em um ambiente homogêneo, a natureza de mosaico do ambiente e o comportamento de agregação das espécies tornaram a coexistência possível sem qualquer diferenciação de nicho. Portanto, mesmo se a competição interespecífica de fato afeta a abundância das populações, ela não necessariamente determina a composição de espécies da comunidade. Em um estudo de campo de 60 táxons de insetos (Diptera e Hymenoptera) que exploram recursos de 66 táxons de cogumelos com distribuição em manchas, Wertheim e colaboradores (2000) constataram que a coexistência de insetos poderia ser explicada por agregação intra-específica na maneira descrita, e a partição de recursos não contribuiu de forma detectável para a biodiversidade.

Por outro lado, mesmo quando não há competição interespecífica ou ela é difícil de detectar, isso não significa necessariamente que ela não tem importância como uma força estruturadora. Espécies podem não competir no presente devido à seleção no passado ter favorecido o evitamento de competição e, portanto, uma diferenciação de nichos (o fantasma da competição passada de Connell – ver Capítulo 8). Alternativamente, competidores que não tiveram sucesso podem já ter sido levados à extinção; as espécies observadas hoje em dia podem então ser simplesmente aquelas que foram capazes de existir, pois competiram pouco ou mesmo não competiram com outras espécies. Adicionalmente, espécies podem competir apenas raramente (por exemplo, durante explosões do tamanho populacional) ou somente em alguns locais com alta densidade, embora o resultado de tal competição possa ser crucial para a sua existência continuada em um local em particular. Em todos estes casos, a competição interespecífica deve ser vista como uma influência poderosa sobre a estrutura de comunidades, afetando quais espécies podem coexistir e a natureza precisa daquelas espécies. Entretanto, essa influência não será refletida no nível de competição contemporânea. É claro que a intensidade da competição contemporânea pode às vezes ser relacionada apenas fracamente ao poder estruturador da competição dentro de comunidades.

Essa fraca relação tem levado muitos ecólogos de comunidades a fazerem estudos sobre competição que não levem em consideração a competição contemporânea. A abordagem tem sido prever inicialmente o que a comunidade *deveria* parecer se a competição interespecífica estivesse moldando-a, ou a tivesse moldado no passado, e, então, examinar comunidades reais para ver se elas concordam com as previsões.

As previsões emergem prontamente da teoria de competição convencional (ver Capítulo 8).

1. Competidores potenciais que coexistem em uma comunidade devem, pelo menos, exibir diferenciação de nicho (ver Seção 19.2.3).
2. Esta diferenciação de nicho deve-se manifestar frequentemente como diferenciação morfológica (ver Seção 19.2.4).
3. Dentro de qualquer comunidade, seria improvável a coexistência de competidores potenciais com pouca ou nenhuma

diferenciação de nicho. Suas distribuições espaciais deveriam, portanto, ser negativamente associadas: cada um tende a ocorrer somente onde o outro inexistente (ver Seção 19.2.5).

Nas seções seguintes, discutiremos estudos que tratam de documentar padrões consistentes com o papel de competição na estruturação de comunidades.

19.2.3 Evidências de padrões de comunidades: diferenciação de nicho

Os vários tipos de diferenciação de nicho em animais e plantas foram descritos no Capítulo 8. Por outro lado, os recursos podem ser utilizados de forma diferenciada. Isto pode acontecer dentro de um único hábitat ou como uma diferença em micro-hábitat, distribuição geográfica ou aparecimento temporal, se os recursos são separados espacial ou temporalmente. Alternativamente, as espécies e suas capacidades competitivas podem diferir em suas respostas às condições ambientais. Isto também pode ser expresso como diferenciação em micro-hábitat, geográfica ou temporal, dependendo das maneiras pelas quais as condições variam.

19.2.3.1 Complementaridade de nicho

Em um estudo de diferenciação de nicho e coexistência, diversas espécies de peixes-palhaço (*anemone fish*) foram estudados próximo a Madang, em Papua-Nova Guiné (Elliott e Mariscal, 2001). Esta região tem a maior riqueza em espécies, tanto de peixes-palhaço (9) quanto de suas anêmonas hospedeiras (10). Cada indivíduo de anêmona é tipicamente ocupado por indivíduos de apenas uma espécie de peixe-palhaço, visto que os residentes são agressivos e repelem intrusos (embora interações agressivas sejam menos frequentemente observadas entre peixes-palhaço de tamanhos muito diferentes). As anêmonas parecem ser um recurso limitante para os peixes, porque quase todas as anêmonas estavam ocupadas. Adicionalmente, quando algumas foram transplantadas para novos locais, observou-se que estas foram rapidamente colonizadas e que houve um aumento na abundância de peixes adultos. Um levantamento em três recifes em quatro zonas (próximo à praia, meio da lagoa, barreira externa do coral e alto mar: Figura 19.3a) mostraram que cada peixe-palhaço estava primariamente associado a uma espécie em particular de anêmona e que cada um mostrou uma preferência característica por uma zona em particular (Figura 19.3b). Diferentes peixes-palhaço que viviam na mesma anêmona estavam tipicamente associados a diferentes zonas. Por exemplo, *Amphiprion percula* ocupava a anêmona *Heteractis magnifica* na zona próxima à praia, e *A. perideraion* ocupava *H. magnifica* nas zonas de alto mar. Elliot e Mariscal concluíram que a coexistência das nove espécies de peixes-palhaço nos recursos limitados de anêmonas foi possível devido às diferenças de seus nichos, junto com a capacidade das espé-

o fantasma da competição passada

evidência de padrões em comunidades...
... em peixes-palhaço em Papua-Nova Guiné,...

previsões de teorias de competição

peixes pequenas de peixes-palhaço (*A. sandaracinos* e *A. leucokranos*) de coabitarem as mesmas anêmonas com espécies de maior tamanho. O padrão é consistente com o que seria esperado de comunidades moldadas por competição (especificamente as previsões 1 e 3 citadas).

Vale a pena ressaltar dois pontos adicionais ilustrados pelos peixes-palhaço. Primeiro, eles podem ser considerados uma guilda, no sentido de serem um grupo de espécies que exploram de

maneira semelhante a mesma classe de recursos ambientais (Root, 1967). Se a competição interespecífica de fato ocorre, ou se ocorreu no passado, isto muito provavelmente ocorre, ou ocorreu, dentro de guildas. Isto, entretanto, *não* significa que membros de guildas necessariamente competem ou já competiram: é tarefa dos ecólogos demonstrarem que as coisas são assim.

O segundo ponto sobre os peixes-palhaço é que eles demonstram *complementaridade de nicho*. Isto é, dentro da guilda

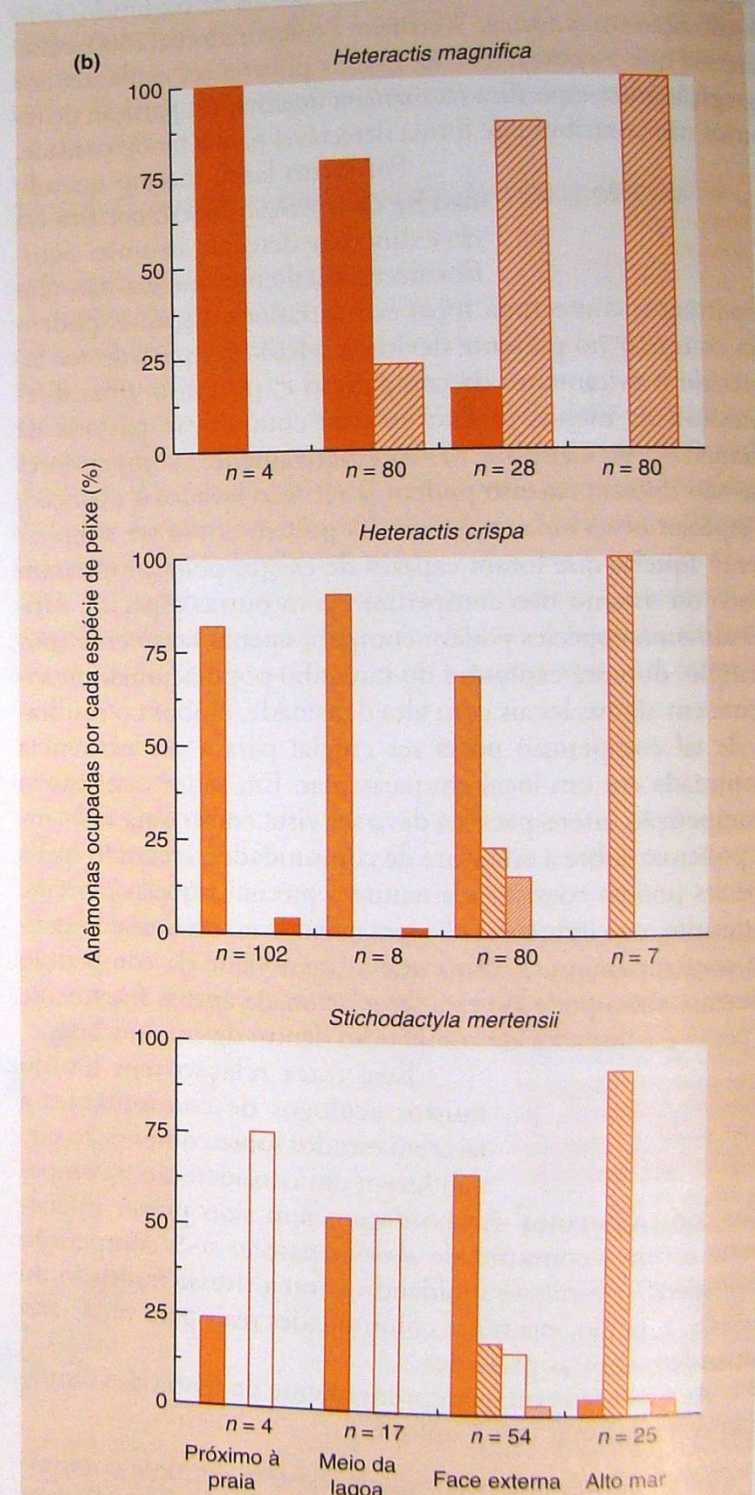
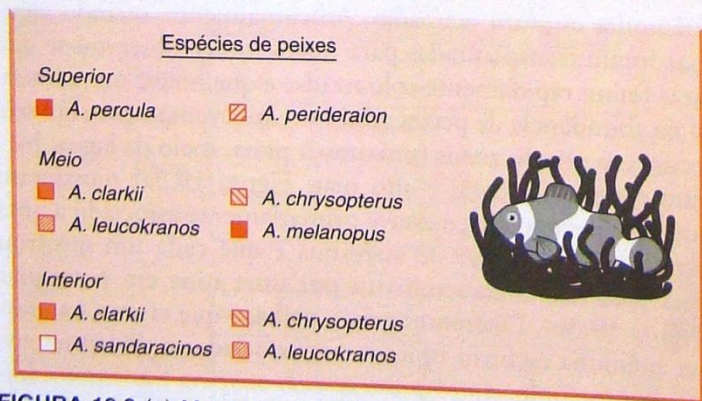
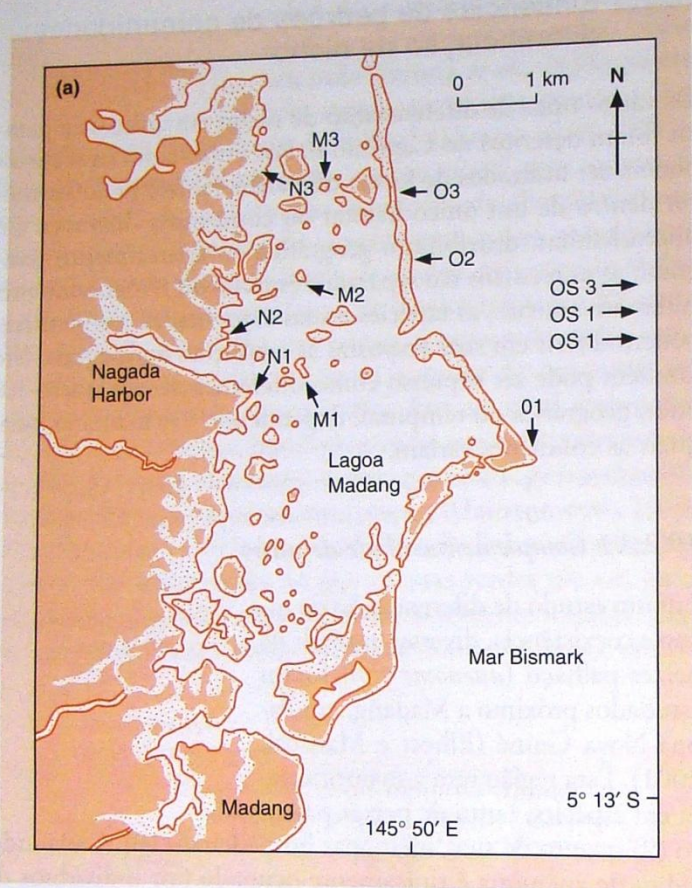


FIGURA 19.3 (a) Mapa mostrando a localização de três sítios (réplicas) de estudo em cada uma das quatro zonas dentro e fora da Lagoa Madang (N, próximo à praia; M, meio da lagoa; O, face externa da barreira de coral; OS, recifes em alto mar). Áreas em branco indicam água, áreas em cinza-escuro indicam recifes de corais e áreas em cinza claro indicam barreira de coral. (b) Porcentagem de três espécies de anêmonas (*Heteractis magnifica*, *H. crispa* e *Stichodactyla mertensii*) ocupadas por diferentes espécies de peixes-palhaço (*Amphiprion* spp., ver chave de identificação à esquerda) em cada uma das quatro zonas. O número de anêmonas observadas em cada zona é indicado por *n* (segundo Elliot e Mariscal, 2001).

da como um todo, a diferenciação de nicho envolve diversas dimensões de nicho, e espécies que ocupam posições similares ao longo de uma dimensão (espécie de anêmona usada) tendem a diferir ao longo de outra dimensão (zona ocupada). Diferenciação complementar ao longo de diversas dimensões tem sido demonstrado para guildas tão diversas quanto lagartos (Schoener, 1974), mamangavas (Pyke, 1982), morcegos (McKenzie e Rolfe, 1986), carnívoros de florestas pluviais (Ray e Sunquist, 2001) e árvores tropicais (Davies *et al.*, 1998), como o descrito a seguir.

19.2.3.2 Diferenciação de nicho no espaço

... em árvores em Bornéu...

As árvores variam em suas capacidades de usar recursos como luz, água e nutrientes. Um estudo em Bornéu, de 11 espécies de árvores do gênero *Macaranga*, mostrou uma marcada diferenciação em necessidades de luz, desde espécies com demanda de luz extremamente alta, como *M. gigantea*, até espécies tolerantes à sombra, como *M. kingii* (Figura 19.4a). O nível médio de luz interceptado pelas copas dessas árvores tendia a aumentar conforme elas cresciam, embora a importância relativa das espécies permanesse constante. As espécies tolerantes à sombra eram menores (Figura 19.4b) e persistiam no sub-bosque, raramente estabelecendo-se em micrositios perturbados (p. ex., *M. kingii*), em contraste com algumas espécies de maior tamanho com alta demanda de luz e que eram pioneiras em grandes clareiras de floresta (p. ex., *M. gigantea*). Outras eram associadas com níveis intermediários de luz e poderiam ser consideradas especialistas de pequenas clareiras (p. ex., *M. trachyphylla*). As espécies de *Macaranga* também se diferenciaram ao longo de um segundo gradiente de nicho, com algumas espécies sendo mais comuns em solos argilosos e outras em solos arenosos (Figura 19.4b). Essa diferenciação pode ser baseada na disponibilidade de nutrientes (geralmente maior em solos argilosos) e/ou disponibilidade de água (possivelmente menor em solos argilosos devido às camadas mais finas de raízes e de húmus). Assim como o observado com os peixes-palhaço, existe evidência de complementaridade de nicho entre as espécies de *Macaranga*. Portanto, espécies com necessidades similares de luz diferem em termos de preferência de textura de solos, especialmente no caso das espécies tolerantes à sombra.

A aparente partição de nicho por espécies de *Macaranga* foi parcialmente relacionada à heterogeneidade horizontal em recursos (níveis de luz em relação ao tamanho da clareira, distribuição de tipos de solos) e parcialmente à heterogeneidade vertical (altura atingida, profundidade da camada de raízes).

Fungos ectomicorrízicos no chão de uma floresta de pinheiros (*Pinus resinosa*) também exploram recursos diferentemente no plano vertical. Até recentemente, não era possível estudar a distribuição *in situ* de hifas de ectomicorrizas. Hoje em dia, entretanto, análises de DNA permitem identificar possíveis espécies (mesmo na ausência de nomes de espécies) e comparar suas distribuições. O solo da floresta tinha uma camada bem desenvolvida de serrapilheira acima de uma

camada de fermentação (a camada F) e uma fina camada úmida (a camada H), com solos minerais abaixo (o horizonte B). Das 26 espécies separadas por análises de DNA, algumas estavam fortemente restritas à camada de serrapilheira (grupo A na Figura 19.5), outras à camada F (grupo D), à camada H (grupo E) ou ao horizonte B (grupo F). As espécies remanescentes tinham distribuições mais amplas (grupos B e C).

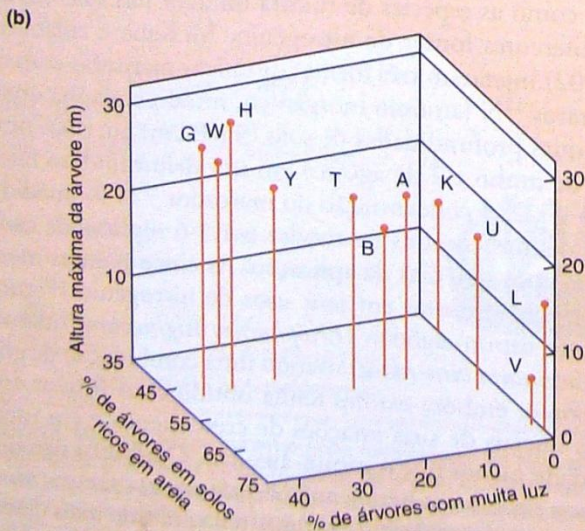
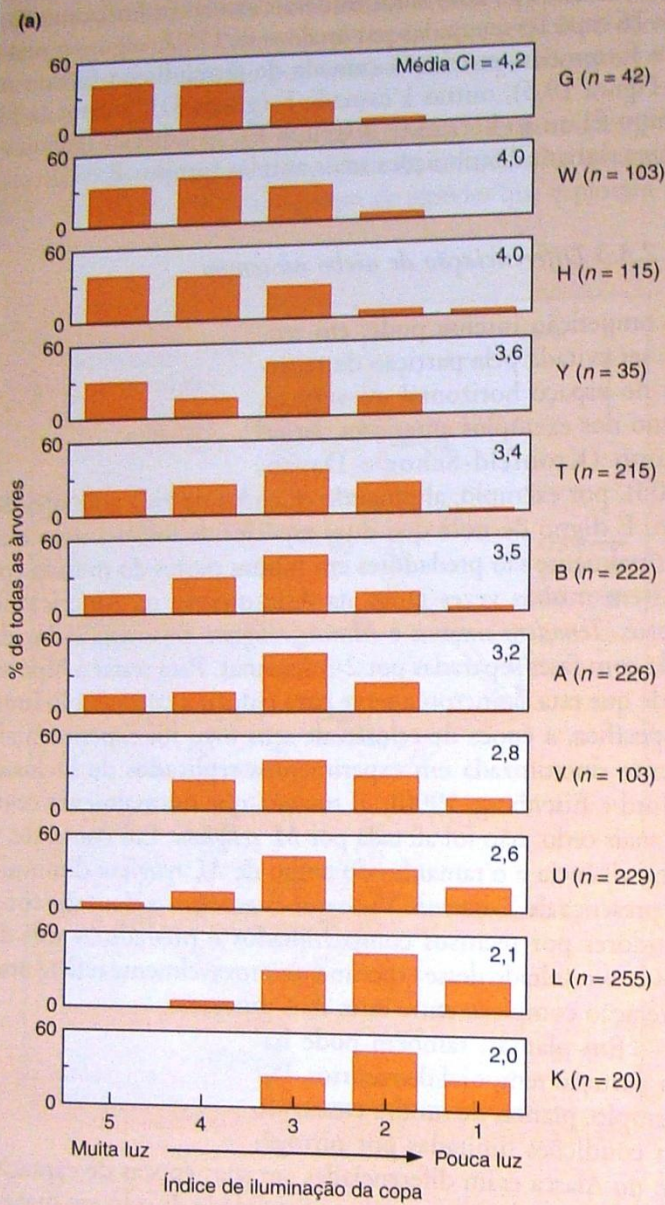
19.2.3.3 Diferenciação de nicho no tempo

A competição intensa pode, em teoria, ser evitada pela partição de recursos no espaço horizontal ou vertical, como nos exemplos anteriores, ou no tempo (Kronfeld-Schor e Dayan, 2003), por exemplo, alternando os ciclos de vida ao longo do ano. É digno de nota que duas espécies de louva-a-deus que normalmente são predadores em muitas partes do mundo coexistem muitas vezes tanto na Ásia quanto na América do Norte. *Tenodera sinensis* e *Mantis religiosa* possuem ciclos de vida com fases separadas por 2-3 semanas. Para testar a hipótese de que esta assincronia serve para reduzir a competição interespecífica, a época de eclosão de seus ovos foi experimentalmente sincronizada em experimentos replicados de inclusão (Hurd e Eisenberg, 1990). *T. sinensis*, que normalmente eclode mais cedo, não foi afetada por *M. religiosa*. Em contraste, a sobrevivência e o tamanho do corpo de *M. religiosa* diminuiu na presença de *T. sinensis*. Visto que esses louva-a-deus são competidores por recursos compartilhados e predadores um do outro, o resultado desse experimento provavelmente reflete uma interação complexa entre estes dois processos.

... em louva-a-deus predadores na América do Norte...

Em plantas, também pode haver partição temporal de recursos. Por exemplo, plantas de tundra crescendo em condições limitadas por nitrogênio no Alasca eram diferenciadas em suas épocas de captação de nitrogênio, bem como na profundidade de solo em que ele era extraído e a forma química de nitrogênio utilizado. Para descobrir como as espécies de tundra diferem nas suas captações de diferentes fontes de nitrogênio, McKane e colaboradores (2002) injetaram três formas químicas marcadas com os isótopos raros ¹⁵N (amônio inorgânico, nitrato e glicina orgânica) em duas profundidades de solo (3 e 8 cm) em duas ocasiões (24 de junho e 7 de agosto) em um delineamento fatorial de 3 x 2 x 2. A concentração do marcador ¹⁵N foi medido em cinco plantas comuns na tundra em 3-6 réplicas de cada tratamento após sete dias da aplicação. As cinco plantas mostraram ser bem distintas em seus usos de nitrogênio (Figura 19.6). Tanto capim-algodão (*Eriophorum vaginatum*) quanto *oxicoco* (*Vaccinium vitis-idaea*) usaram uma combinação de glicina e amônio, embora *oxicoco* tenha obtido estas formas em fases mais iniciais de suas estações de crescimento e em uma profundidade menor que o capim-algodão. O arbusto perenifólio *Ledum palustre* e a bétula anã (*Betula nana*) usaram principalmente amônio, embora *L. palustre* tenha obtido mais desta forma de nitrogênio no início da estação de crescimento, e a

...e em plantas de tundra no Alasca



bétula o explorou mais tarde. Finalmente, a ciperácea *Carex bigelowii* foi a única espécie a usar preponderantemente o nicho. Aqui, a complementaridade de nicho pode ser vista ao longo de três dimensões de nicho, com diferenças em época de uso, podendo explicar a coexistência dessas espécies sobre um recurso limitado.

19.2.3.4 Diferenciação de nicho – aparente ou real? Modelos nulos

Muitos casos de partição aparente de recursos têm sido registrados. É provável, entretanto, que exista tendência em não publicar estudos que não detectaram tal diferenciação. É sempre possível, é claro, que esses estudos “sem sucesso” contenham falhas ou sejam incompletos, e que eles falharam em abordar as dimensões relevantes de nicho. Entretanto, uma boa parte deles foram além do necessário e levantam a possibilidade de, em certos grupos, a partição de recursos não ser algo importante. Strong (1982) estudou um grupo de besouros hispíneos (*Chrysomelidae*) que comumente coexistem como adultos em folhas enroladas de plantas do gênero *Heliconia*. Esses besouros tropicais de vida longa são parentes próximos, comem o mesmo tipo de alimento e ocupam o mesmo hábitat. Eles seriam bons candidatos para demonstrar partição de recursos. Apesar disso, Strong não encontrou evidências de segregação, com exceção de apenas um caso entre as 13 espécies estudadas, que foi fracamente segregada de algumas outras. Os besouros não possuem qualquer comportamento agressivo, tanto dentro de quanto entre espécies; suas especificidades de hospedeiros não mudam em função da co-ocupação de folhas por outras espécies que poderiam ser competidoras; e as disponibilidades de alimento e hábitat freqüentemente não são limitantes para esses besouros, que sofrem intensamente de parasitismo e predação. Nestas espécies, a partição de recursos associada à competição interespecífica parece não estruturar a comunidade. Como temos visto, isso pode bem ser verdade em muitas comunidades de insetos fitófagos. Estudos com plantas envolvendo táxons tão variados quanto fitoplâncton (ver Figura 19.1) e árvores (Brokaw e Bushing, 2000), de forma semelhante, não têm evidências consistentes que sustentem um forte papel para partição de nichos na promoção de coexistência e diversidade de espécies. Apesar de padrões consistentes com a hipótese de

o objetivo em demonstrar que padrões não são gerados meramente ao acaso

FIGURA 19.4 (a) Porcentagem de indivíduos em cada uma das cinco classes de iluminação de copa para 11 espécies de *Macaranga* (ta- manho da amostra em parênteses). (b) Distribuição tridimensional de 11 espécies de acordo com altura máxima, proporção de caules em níveis altos de luz (classe 5 em [a]) e proporção de caules em solos ricos em areia. Cada espécie de *Macaranga* é indicada por uma única letra: G = gigantean; W = winkleri; H = hosei; Y = hypoleuca; T = triloba; B = beccariana; A = trachyphylla; K = kingii; U = hullettii; V = havilandii; L = lamellata (segundo Davies et al., 1998).

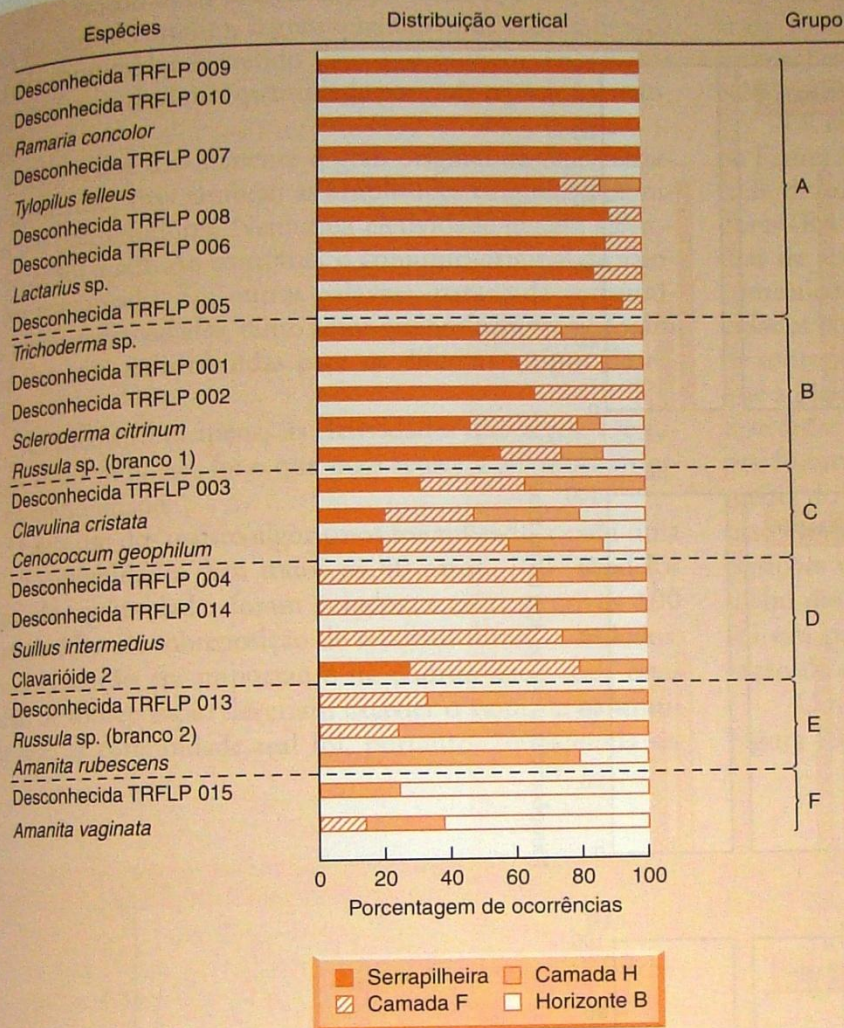


FIGURA 19.5 Distribuição vertical de 26 espécies de fungos ectomicorrízicos no chão de uma floresta de pinheiros determinada por análise de DNA. A maioria ainda não foi descrita formalmente e são indicadas com código (TRFLP = *terminal restriction fragment length polymorphism*). As barras indicam a porcentagem de ocorrência de cada espécie na serrapilheira, na camada F, na camada H e no horizonte B (segundo Dickie et al., 2002).

diferenciação de nichos serem razoavelmente comuns, eles com certeza não são universais.

a finalidade de hipóteses nulas é proporcionar rigor estatístico

Diversos autores, notadamente Simberloff e Strong, têm criticado o que eles vêem como uma tendência em interpretar “meras diferenças” como confirmações da importância de competição interespecífica. Tais trabalhos levantam a questão de quão suficientemente grandes ou regulares devem ser as diferenças para interpretarmos como distintas das que poderiam ser encontradas ao acaso entre um conjunto de espécies. Este problema levou a uma abordagem conhecida como *análise de modelos nulos* (Gotelli, 2001). Modelos nulos são modelos de comunidades que possuem certas características das suas equivalentes reais, mas que congregam seus componentes ao acaso, especificamente excluindo as seqüências de interações biológicas. De fato, tais análises são tentativas de seguir uma abordagem muito mais geral de investigação científica, a construção e teste de *hipóteses nulas*. A idéia (familiar a muitos leitores em um contexto estatístico) é que os dados sejam agregados de forma (o modelo nulo) a representarem o que os dados deveriam parecer na ausência do fenômeno sob investigação (neste caso, interações entre espécies, particularmente competição interespecífica). Se os

dados reais mostram uma significativa diferença estatística da hipótese nula, esta é rejeitada, e a ação do fenômeno sob investigação é fortemente inferida. Rejeitar (ou falsificar) a ausência de um efeito é um fato considerado melhor do que confirmar sua presença, visto que existem métodos estatísticos bem-estabelecidos para testar se as coisas são significativamente diferentes (possibilitando a falsificação), mas nenhum para testar se as coisas são “significativamente semelhantes”.

Lawlor (1980) examinou 10 comunidades de lagartos na América do Norte, contendo 4-9 espécies, para as quais ele tinha estimativas das quantidades de cada uma das 20 categorias de alimentos consumidos por cada uma das espécies em cada uma das comunidades (dados de Pianka, 1973). Diversos modelos nulos destas comunidades foram criados (ver a seguir) e comparados com seus equivalentes reais em termos dos padrões de sobreposição em uso de recursos. Se a competição é ou tem sido uma força significativa na determinação da estrutura de comunidades, os nichos deveriam ser separados e, portanto, a sobreposição no uso de recursos em comunidades reais deveria ser menor do que aquela prevista por modelos nulos.

um modelo nulo para uso de recursos alimentares em comunidades de lagartos...

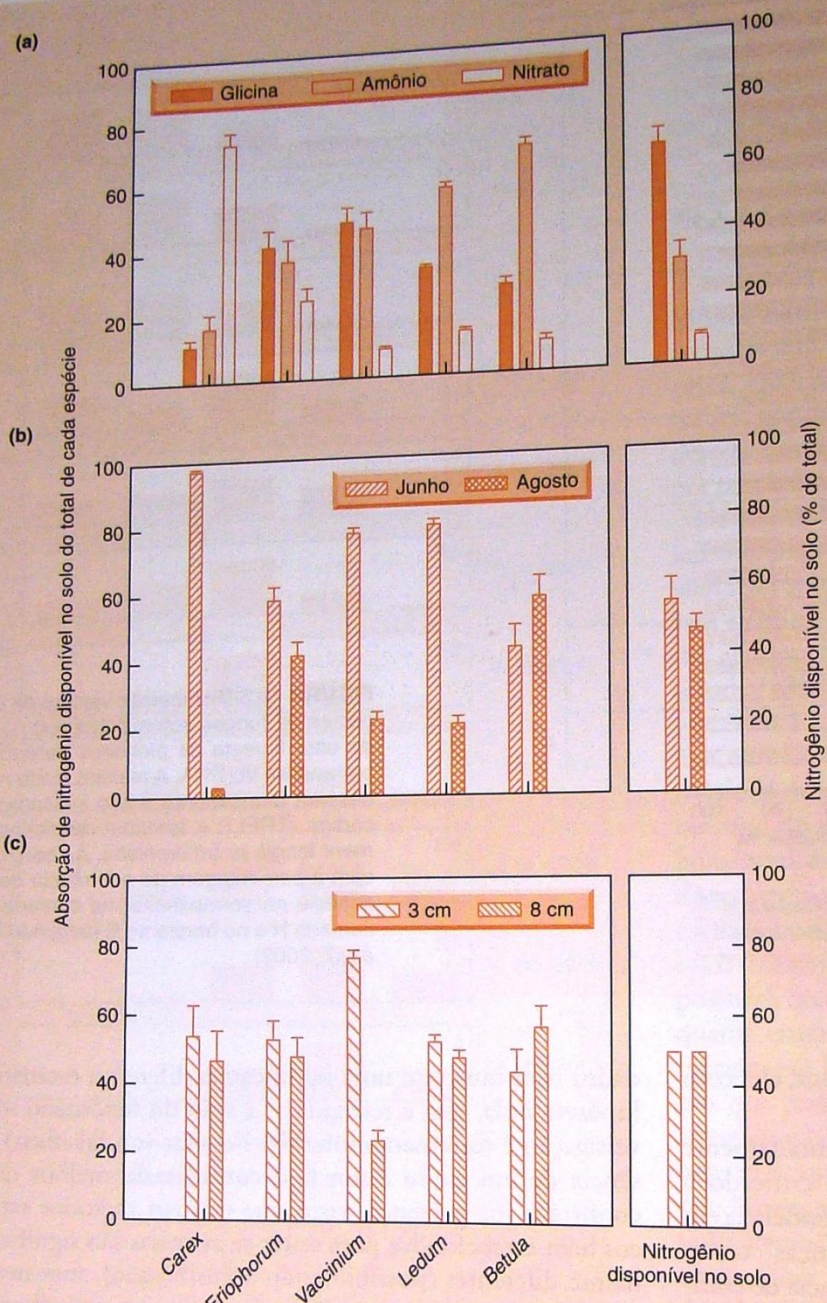


FIGURA 19.6 Absorção média de nitrogênio do solo (\pm EP) em termos de (a) formas químicas, (b) época de absorção e (c) profundidade de absorção pelas cinco espécies mais comuns em tundra com touceiras no Alaska. Os dados estão expressos como porcentagem absorvida por cada espécie (diagramas à esquerda) ou como porcentagem total de nitrogênio disponível no solo (diagramas à direita) (segundo McKane *et al.*, 2002).

A análise de Lawlor foi baseada nas “eletividades” das espécies consumidoras, em que a eletividade da espécie *i* para o recurso *k* foi a proporção da dieta da espécie *i* que consistia do recurso *k*. As eletividades, portanto, variavam de 0 a 1. Essas eletividades foram, por sua vez, usadas para calcular, para cada par de espécies em uma comunidade, um índice de sobreposição no uso de recursos que variava entre 0 (sem sobreposição) e 1 (sobreposição completa). Finalmente, cada comunidade foi caracterizada por um único valor: a média dos valores de sobreposição no uso de recursos para todos os pares de espécies presentes.

Os modelos nulos eram de quatro tipos, gerados por quatro “algoritmos de reorganização” (RA1-RA4, Figura 19.7).

Cada um reteve um aspecto diferente da estrutura original da comunidade, com os demais aspectos de uso de recursos sendo aleatorizados.

RA1 reteve a quantidade mínima da estrutura original da comunidade. Somente o número original de espécies e o número original de categorias de recursos foram retidos. As eletividades observadas (incluindo zeros) foram trocadas em todos os casos por valores aleatórios entre 0 e 1. Isto resultou em um número muito menor de zeros do que aquele presente na comunidade original. A largura de nicho de cada espécie foi, portanto, aumentada.

... baseados em quatro “algoritmos de reorganização”

RA2 trocou todas as eletividades, *exceto os zeros*, por valores aleatórios. Portanto, o grau qualitativo de especialização de cada consumidor foi retido (isto é, o número de recursos consumidos em qualquer quantidade por cada espécie foi mantido).

RA3 reteve não somente o grau original de especialização qualitativa, mas também as amplitudes originais dos nichos dos consumidores. Nenhuma eletividade gerada aleatoriamente foi usada. Ao contrário, o conjunto original de valores foi rearranjado. Em outras palavras, para cada consumidor, todas as eletividades, tanto zeros quanto não-zeros, foram aleatoriamente redistribuídas para os diferentes tipos de recursos.

RA4 redistribuiu apenas as eletividades não-zeros. De todos os algoritmos, este foi o que mais reteve a estrutura original da comunidade.

Cada um dos quatro algoritmos foi aplicado a cada uma das 10 comunidades. Em todos os 40 casos, 100 "modelos nulos" de comunidades foram gerados, e os respectivos 100 valores médios de sobreposição de recursos foram calculados. Se a competição era importante na comunidade real, estas médias de sobreposição deveriam exceder o valor da comunidade real. A comunidade real foi, portanto, considerada ter

uma média de sobreposição *significativamente* menor que aquela do modelo nulo ($P < 0,05$), se cinco ou menos das 100 simulações dessem médias de sobreposição menores do que o valor real.

Os resultados estão apresentados na Figura 19.7. O aumento na amplitude de nicho de todos os consumidores (RA1) resultou nas maiores médias de sobreposição (significativamente maiores do que nas comunidades reais). O rearranjo dos valores não-zero de eletividades observadas (RA2 e RA4) também resultou em médias de sobreposição que foram sempre significativamente maiores que aquelas de fato observadas. Por outro lado, para RA3, que teve todas as eletividades redistribuídas, as diferenças nem sempre foram significativas. Mas para todas as comunidades, a média do algoritmo foi maior do que a média observada. No caso das comunidades de lagartos, portanto, as baixas sobreposições em uso de recursos sugerem que as amplitudes de nicho são segregadas, e que a competição interespecífica possui um papel importante na estruturação de comunidades.

Um estudo semelhante àquele da Figura 19.7 tratou da partição tempo-

parece que os lagartos passam no teste...

... mas não em formigas campestres

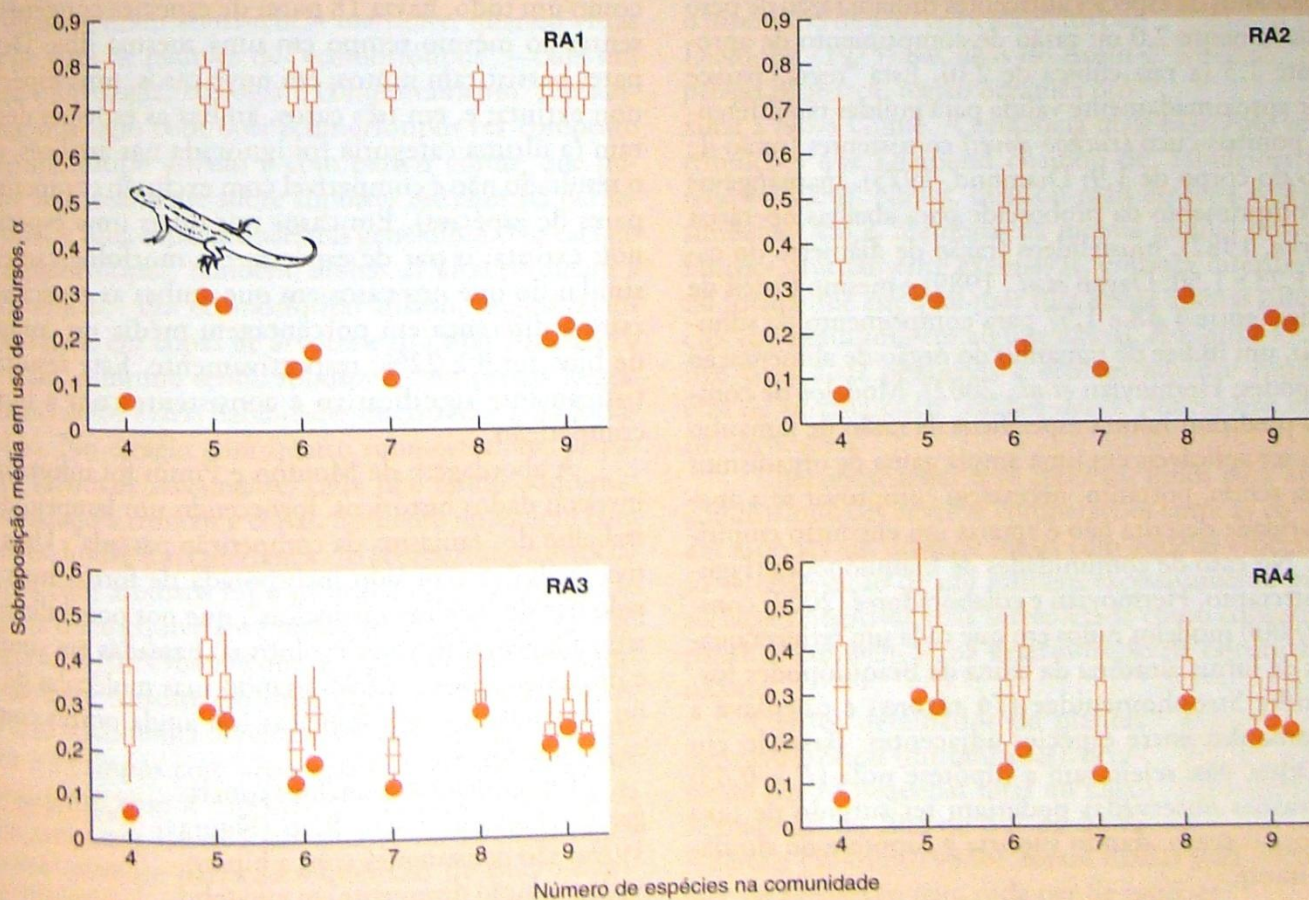


FIGURA 19.7 Índices médios de sobreposição em uso de recursos para cada uma das 10 comunidades de lagartos na América do Norte estudadas por Pianka (1973), representados como círculos cheios. Estes podem ser comparados, em cada caso, com a média (linha horizontal), o desvio-padrão (retângulo vertical) e a amplitude (linha vertical) dos valores médios de sobreposição para os correspondentes conjuntos obtidos a partir de 100 comunidades criadas aleatoriamente. A análise foi feita usando-se quatro tipos diferentes de algoritmos de reorganização (RAs), como descrito no texto (segundo Lawlor, 1980).

ral e espacial de nichos em comunidades de formigas campestres em Oklahoma (Albrecht e Gotelli, 2001). Neste caso, houve pouca evidência para partição de nicho em termos sazonais. Entretanto, em uma escala espacial menor, houve menor sobreposição espacial que o esperado ao acaso em sítios individuais contendo iscas. Este padrão de resultados – às vezes, o papel de competição é confirmado, outras, não – têm sido a conclusão geral das abordagens com modelos nulos.

19.2.4 Evidências de padrões morfológicos

a regra de Hutchinson sobre razão de tamanho entre espécies coexistentes aplicada a braquiópodes

Onde a diferenciação de nicho é manifestada como diferenciação morfológica, o espaçamento entre nichos tem seu equivalente na regularidade em grau de diferença morfológica entre espécies pertencentes a uma guilda. Especificamente, uma caracterís-

tica comum sugerida para guildas animais que parecem segregar fortemente ao longo de uma única dimensão de recursos é que espécies adjacentes tendem a exibir diferenças regulares em tamanho de corpo ou no tamanho dos aparatos de alimentação. Hutchinson (1959) foi o primeiro a catalogar muitos exemplos, obtidos tanto de vertebrados quanto de invertebrados, de seqüências de potenciais competidores em que indivíduos medianos de espécies adjacentes tinham razão de peso de aproximadamente 2,0 ou razão de comprimento de aproximadamente 1,3 (a raiz cúbica de 2,0). Esta “regra” parece também ser aproximadamente válida para guildas tão diferentes quanto pombas-cuco (*cuckoo-doves*) coexistentes (razão de peso médio do corpo de 1,9; Diamond, 1975), mamangavas (razão de comprimento da probóscide para abelhas operárias de 1,32; Pyke, 1982), mustelídeos (razão de diâmetro do canino entre 1,23 e 1,50; Dayan *et al.*, 1989) e mesmo fósseis de braquiópodes (entre 1,48 e 1,57 para comprimento da silhueta de corpo, um índice de tamanho do órgão de alimentação de braquiópodes; Hermoyian *et al.*, 2002). Modelos de competição não predizem valores específicos de razão de tamanho que possam ser aplicáveis em uma ampla gama de organismos e ambientes, sendo, portanto, necessário comprovar se a aparente regularidade descrita não é apenas um encontro empírico fortuíto. No caso de comunidades de braquiópodes (Figura 19.8), entretanto, Hermoyian e colaboradores (2002) construíram 100.000 modelos nulos em que cada um retirava quatro espécies de forma aleatória da fauna de braquiópodes fósseis da família Strophomenidae (74 táxons) e calculava a razão de tamanho entre espécies adjacentes. Baseado em seus resultados, eles rejeitaram a hipótese nula ($P < 0,03$) de que as razões observadas poderiam ter surgido de taxa selecionados ao acaso, dando suporte à hipótese de similaridade limitante.

Se a competição interespecífica de fato molda uma comunidade, ela deveria fazer isto por processos de extinção seletiva. Espécies muito similares simplesmente não conseguiriam persistir juntas. O registro detalhado feito por ornitólogos das seis principais ilhas do Havá durante o período 1860-

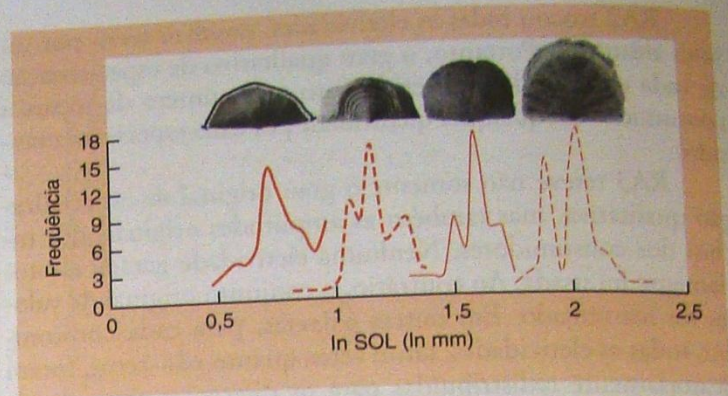


FIGURA 19.8 Distribuições dos comprimentos da silhueta de corpo de quatro espécies de braquiópodes da família Strophomenidae (SOL) obtidos em amostras de sedimento marinho em Indiana, EUA, do Ordoviciano tardio (c. 448-438 milhões de anos antes do presente). As espécies mostradas, da esquerda para a direita, são *Eochonetes clarksvillensis*, *Leptaena richmondensis*, *Strophomena planumbona* e *Rafinesquina alternata* (segundo Hermoyian *et al.*, 2002).

1980 possibilitou a Moulton e Pimm (1986) estimarem, pelo menos para a década mais próxima, quando cada espécie de ave passeriforme foi introduzida e se e quando ela tornou-se extinta, e quando. Nos registros, como um todo, havia 18 pares de espécies congenéricas presentes ao mesmo tempo em uma mesma ilha. Destes, seis pares persistiram juntos; em nove casos, uma espécie se tornou extinta; e, em três casos, ambas as espécies desapareceram (a última categoria foi ignorada nas análises, visto que o resultado não é compatível com exclusão competitiva entre pares de espécies). Em casos nos quais uma espécie se tornou extinta, o par de espécies era morfológicamente mais similar do que nos casos em que ambas as espécies persistiram: a diferença em porcentagem média no comprimento de bico foi 9 e 22%, respectivamente. Este resultado estatisticamente significativo é consistente com a hipótese de competição.

A abordagem de Mouton e Pimm foi informativa, pois invocou dados históricos, fornecendo um lampejo do elusivo trabalho do “fantasma da competição passada”. Uma perspectiva evolutiva tem sido incorporada de forma mais explícita pelo uso de “análises cladísticas”, que nos possibilitam reconstruir filogenias (árvores evolutivas) baseadas em similaridades e diferenças entre espécies usando suas moléculas de DNA e/ou características morfológicas (ou ainda outras com significado biológico).

Os resultados de análises com lagartos *Anolis* de Porto Rico (Figura 19.9a) são consistentes com a hipótese de evolução divergente em tamanho de corpo (Losos, 1992). O estágio evolutivo com duas espécies (o primeiro e mais baixo nó na Figura 19.9a) era composto por espécies marcadamente diferentes no comprimento focinho-cloaca (SVL, *snout-vent length* – um índice-padrão para tamanho de lagartos) com aproximadamen-

as extinções são mais prováveis para competidores muito semelhantes?

evidências a partir da evolução divergente de lagartos em ilhas

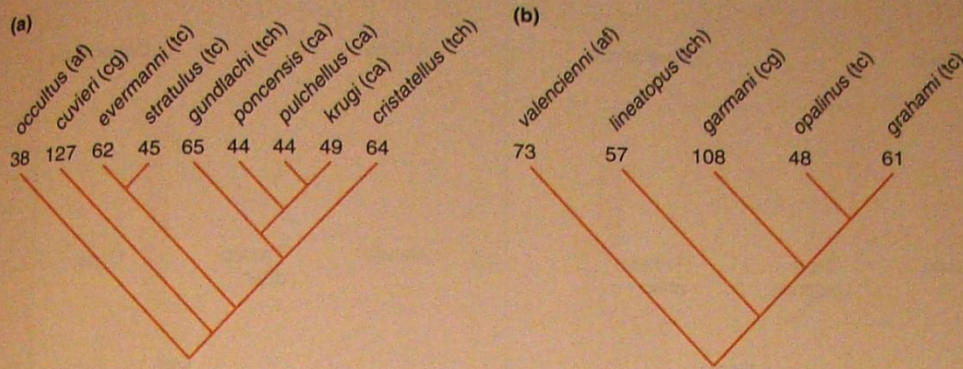


FIGURA 19.9 Filogenias de lagartos do gênero *Anolis* em (a) Porto Rico e (b) Jamaica. Para cada espécie, são mostrados tamanho (comprimento focinho-cloaca, mm) e ecomorfótipo: cg = espécie gigante associada a copas de árvores; ca = associado a campos com arbustos; tc = associado a copas de árvores; tch = associado a troncos e chão; af = afilado e com pernas curtas (segundo Losos, 1992).

te 38 e 64 mm (*A. occultus* e o ancestral de todos os demais tipos, respectivamente), e os tamanhos durante o estágio com três espécies (o próximo nó) eram de 38, 64 e 127 mm. Na Jamaica, por outro lado (Figura 19.9b), tal padrão não é observado; os estágios com duas ou três espécies eram compostos por espécies com tamanhos semelhantes (61 e 73 mm, depois com 57, 61 e 73 mm SVL). Entretanto, as filogenias das duas ilhas mostram consistência marcante, quando vistas do ponto de vista de padrões de “ecomorfótipos” – cada um distinto em morfologia, ecologia e comportamento. Em ambas as ilhas, o estágio com dois ecomorfótipos era composto por um ecomorfótipo afilado e com pernas curtas, que podiam andar vagarosamente sobre suportes estreitos na periferia de árvores, e uma espécie ancestral generalista. No estágio com três ecomorfótipos, também, ambas as ilhas possuíam a mesma assembléia – um ecomorfótipo afilado, um especializado em forragear em copas de árvores e um tipo associado a troncos e chão, o último sendo robusto e com pernas longas que usava seus saltos e suas habilidades de corredor para forragear no chão. No estágio com quatro ecomorfótipos, os padrões eram idênticos novamente, cada ilha tendo adquirido um tipo associado a troncos e copas. Somente no estágio com cinco espécies, houve uma diferença – o ecomorfótipo associado a campos com arbustos foi o último a aparecer em Porto Rico, embora o seu equivalente nunca tenha aparecido na Jamaica (Figura 19.10). Observe que, em cada ilha, um ecomorfótipo geralmente consiste em uma única espécie de *Anolis*, embora Porto Rico tenha diversas espécies associadas a base de troncos e a campos com arbustos. Esta análise filogenética é consistente com a hipótese de que a montagem da assembléia tanto em Porto Rico quanto na Jamaica tenha ocorrido por meio de partição seqüencial de micro-habitats, com diferenças morfológicas talvez sendo relacionadas a diferenças em utilização de micro-habitats. Estendendo este trabalho para outras ilhas, Losos e colaboradores (1998) confirmaram que a radiação adaptativa em ambientes semelhantes pode produzir resultados evolutivos extraordinariamente similares.

19.2.5 Evidências de distribuições negativamente associadas

Diversos estudos têm usado padrões de distribuição como evidência para a importância de competição interespecífica. Entre esses estudos, destaca-se o inventário de aves terrícolas feito por Diamond (1975) nas ilhas do Arquipélago Bismarck, região oceânica próxima à Nova Guiné. A evidência mais marcante vem das distribuições que Diamond chamou de “tabuleiros de xadrez” (*checkerboard*). Nestas, duas ou mais espécies ecologicamente similares (isto é, membros da mesma guilda) possuem distribuições mutuamente exclusivas, embora interdigitantes, de tal forma que em qualquer ilha existe apenas uma das espécies (ou nenhuma em alguns casos). A Figura 19.11 mostra isto para duas pequenas e ecologicamente similares espécies de pomba-cuco (*cuckoo-dove*): *Macropygia mackinlayi* e *M. nigrirostris*.

evidência de distribuições “em tabuleiro de xadrez” em.....aves insulares...

Uma abordagem com modelos nulos para as diferenças em distribuições envolve comparações entre as co-ocorrências das espécies em diversos locais com aquelas esperadas ao acaso. A observação de um número excessivamente maior de associações negativas seria interpretada como consistente com o papel de competição na determinação da estrutura de comunidades.

Censos detalhados de plantas nativas e exóticas (introduzidas), ocorrendo em 23 pequenas ilhas no Lago Manapouri na Ilha do Sul da Nova Zelândia (Wilson, 1988b), foram usadas para calcular um índice de associação para cada par de espécies:

...e plantas nativas e exóticas em ilhas em um lago

$$d_{ik} = (O_{ik} - E_{ik}) / SD_{ik} \tag{19.1}$$

em que d_{ik} é a diferença entre o número observado (O_{ik}) e o esperado (E_{ik}) de ilhas compartilhadas pelas espécies i e k , ex-

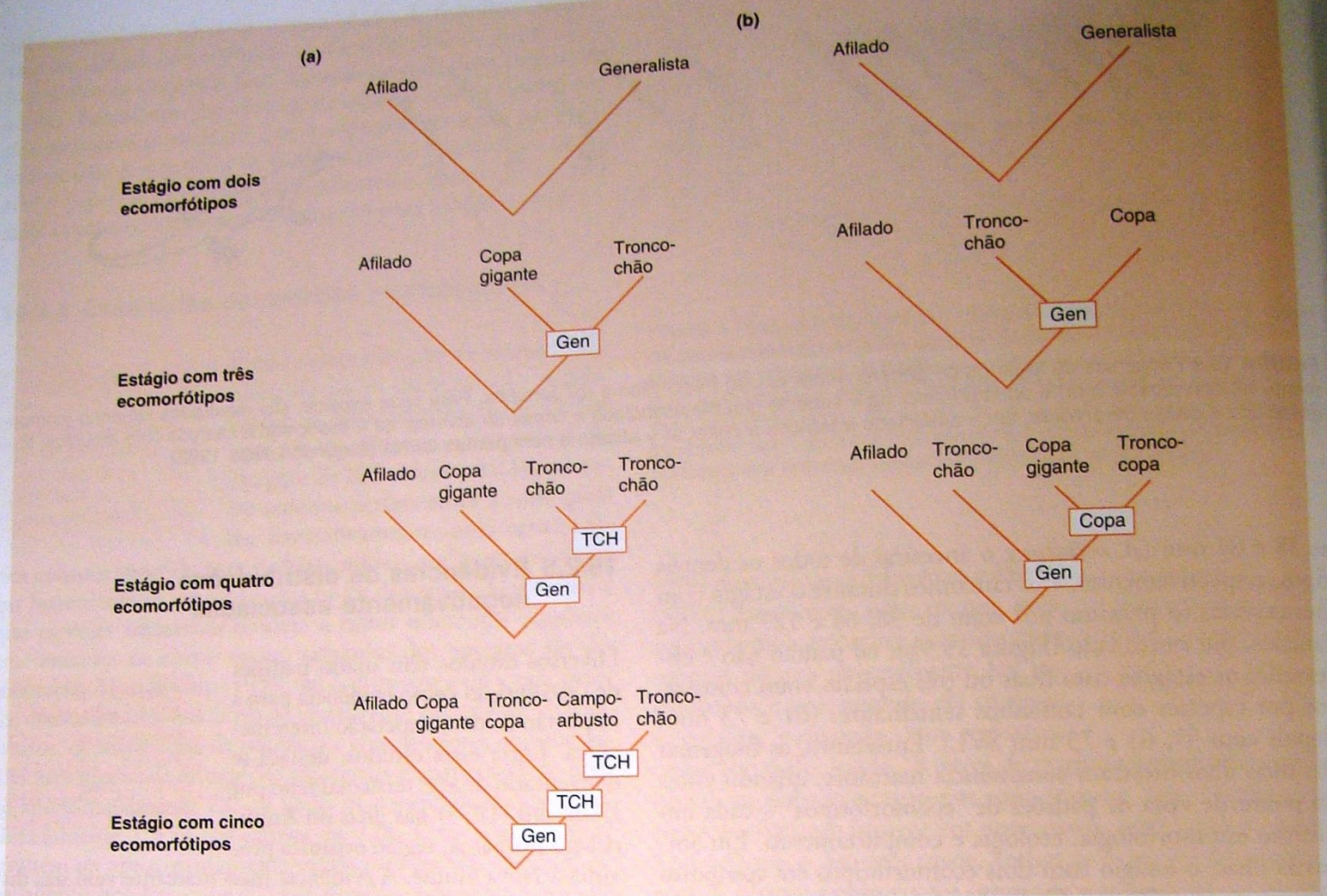


FIGURA 19.10 Evolução das comunidades de lagartos *Anolis* em (a) Porto Rico e (b) Jamaica para comunidades com dois, três, quatro e, no caso de Porto Rico, cinco ecomorfótipos. Legendas nos nós das árvores indicam características estimadas das espécies ancestrais (segundo Losos, 1992).

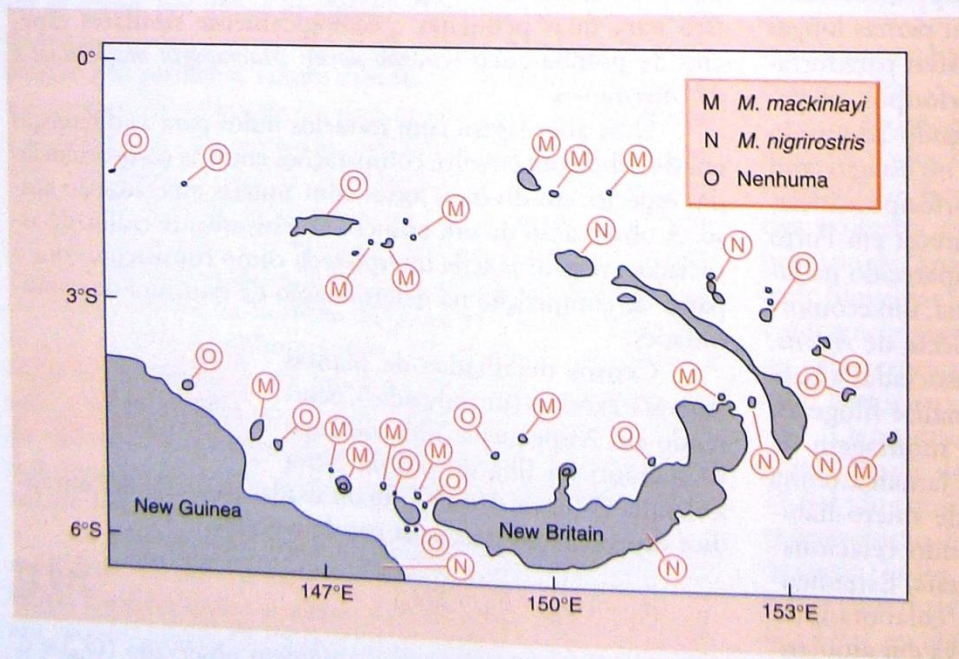


FIGURA 19.11 Distribuição tipo tabuleiro de xadrez de duas espécies de pequenas pombas-cuco *Macropygia* na região de Bismarck. Ilhas com faunas de pombas conhecidas estão marcadas com M (*M. mackinlayi* residente), N (*M. nigrirostris* residente) ou O (nenhuma espécie residente). Observe que a maioria das ilhas possui uma das espécies, nenhuma ilha possui ambas e algumas ilhas não possuem espécie alguma (segundo Diamond, 1975).

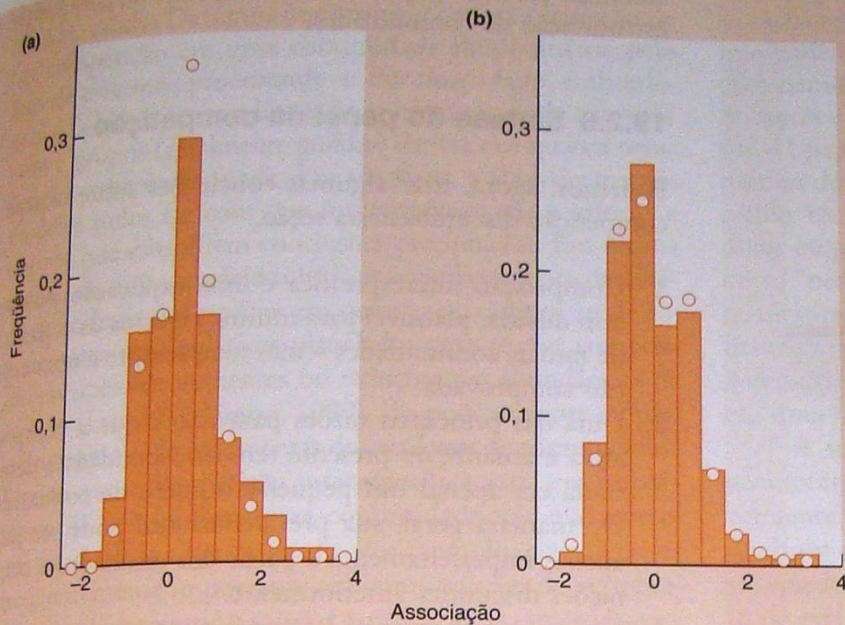


FIGURA 19.12 Comparação entre os valores de associação observados entre pares de (a) espécies de plantas nativas e (b) espécies de plantas exóticas em ilhas do Lago Manapouri (histogramas), e as distribuições esperadas a partir de um modelo nulo (○) (segundo Wilson, 1988b).

presso em termos do desvio-padrão (SD, *standard deviation*) do número esperado (SD_{ik}).

Os conjuntos de valores reais resultantes para as comunidades de espécies nativas e exóticas estão apresentados como histogramas na Figura 19.12. Eles podem ser comparados com modelos nulos de comunidades em que a riqueza de espécies em ilhas e a frequência de ocorrência das espécies foram iguadas com aqueles valores observados, mas em que se aleatoriza as ocorrências das espécies nas ilhas (Wilson, 1987). Mil aleatorizações foram feitas, produzindo uma frequência média em cada categoria d_{ik} (os círculos na Figura 19.12). A análise das plantas nativas mostrou um excesso de associações negativas (altamente significativas para as quatro categorias iniciais) e associações positivas (altamente significativas para as cinco categorias posteriores), com um correspondente déficit de associações próximas a zero. A análise de plantas exóticas, ao contrário, não mostrou incongruência em relação ao modelo nulo.

No caso de espécies nativas, o excesso de associações negativas é consistente com a ação de exclusão competitiva, e isto é particularmente plausível para espécies lenhosas. Entretanto, não podemos descartar uma explicação baseada na tendência de pares particulares de espécies ocorrerem em habitats diferentes, que por sua vez não estão representados em todas as ilhas (Wilson, 1988b). A explicação mais plausível para o excesso de associações positivas entre plantas nativas é a tendência de certas plantas ocorrerem nos mesmos habitats. A concordância de espécies exóticas com o modelo nulo pode refletir seus hábitos geralmente ruderais e alta capacidade de colonização, ou também indicar que ainda não atingiram uma distribuição de equilíbrio (Wilson, 1988b).

O número de pares com distribuições do tipo tabuleiro de xadrez em uma comunidade pode ser facilmente calculado contando-se o número de pares de espécies que nunca co-ocor-

rem. Uma versão menos estrita da regra de montagem de Diamond em que alguns pares de espécies nunca co-ocorrem pode ser avaliada com o índice C de Stone e Roberts (1990). Esse índice também mede o grau em que espécies co-ocorrem, mas não necessita de perfeita segregação entre espécies. O índice C é calculado para cada par de espécies como $(R_i - S)(R_j - S)$, onde R_i e R_j são os números de sítios em que as espécies i e j ocorrem, e S é o número de sítios em que ambas as espécies co-ocorrem. Um índice médio é então obtido a partir de todos os pares de espécies possíveis da matriz. Para uma comunidade estruturada por interações competitivas, tanto o número de pares “tabuleiro de xadrez” quanto o índice C deveriam ser maiores do que os valores esperados ao acaso.

Gotelli e McCabe (2002) avaliaram a generalidade de distribuições negativamente associadas (em suporte de um papel estruturador da competição)

comparação de grupos taxonômicos

em uma metanálise de vários grupos taxonômicos em 96 conjuntos de dados que registraram a distribuição de assembléias de espécies em um conjunto replicado de sítios. Para cada conjunto real de dados, 1.000 versões aleatorizadas foram preparadas, e, um índice de associação d_{ik} , calculado (como em Wilson, 1988b). Gotelli e McCabe chamaram esse índice de tamanho padronizado do efeito (*standardized effect size*, SES). O resultado dessa análise para todos os 96 conjuntos juntos foram concordantes com as previsões de que o índice C e o número de pares com distribuição do tipo tabuleiro de xadrez devam ser maiores do que o esperado ao acaso (Figura 19.13a, b). A hipótese nula em cada caso é de que o SES médio deva ser zero (comunidades reais não diferentes de comunidades simuladas) e que 95% dos valores devam estar compreendidos entre -2,0 e +2,0. A hipótese nula pode ser rejeitada em ambos os casos. A Figura 19.13c mostra que plantas e vertebrados homeotérmicos tendem a ter valores maiores de SESs para

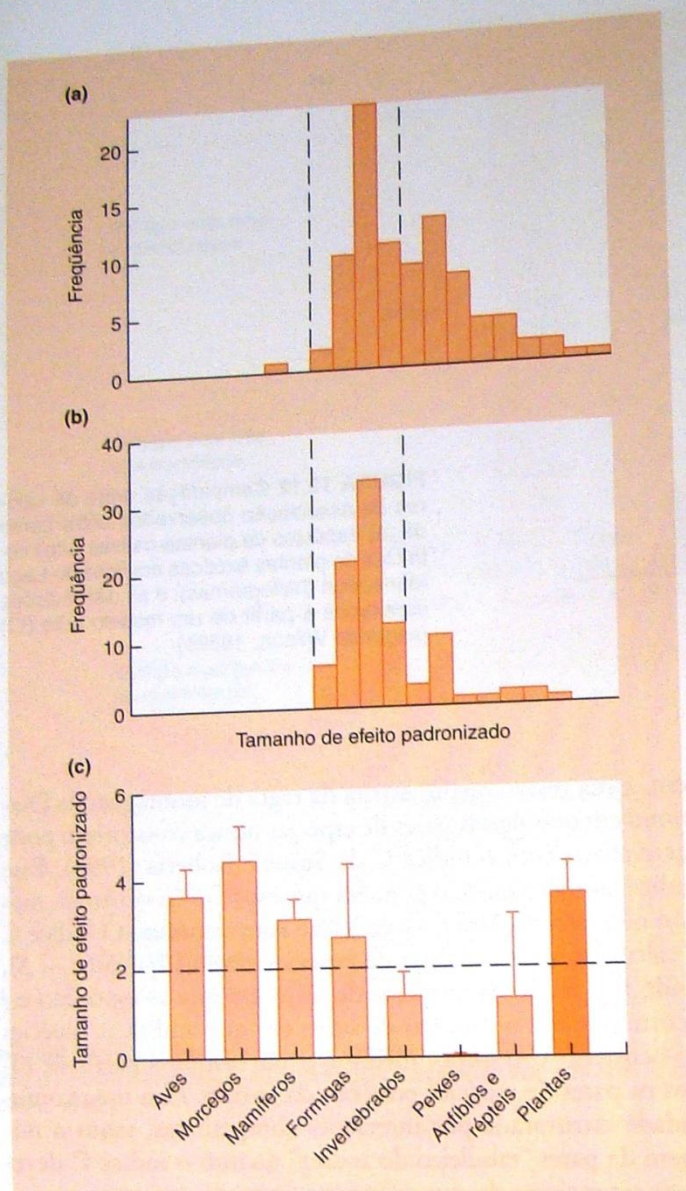


FIGURA 19.13 Histogramas de frequência do tamanho de efeito padronizado medido para 96 matrizes de presença-ausência obtidas da literatura usando (a) o escore C e (b) o número de pares de espécies, formando distribuições tipo tabuleiro de xadrez perfeitas. (c) Tamanhos de efeito padronizado para o escore C de diferentes grupos taxonômicos. A linha tracejada indica um tamanho de efeito de 2,0, que corresponde aproximadamente a um nível de significância de 5% (segundo Gotelli e McCabe, 2002).

o índice C, indicando fortes tendências em direção a associações negativas entre espécies, do que aquelas entre pecilotérmicos (invertebrados, peixes e répteis), com exceção de formigas.

Gotelli e McCabe (2002) não foram tão longe a ponto de dizer que eles haviam realizado um teste definitivo sobre o papel de competição. Eles observam que algumas espécies exibem “distribuições tipo tabuleiro de xadrez em hábitat”, visto possuírem afinidades de hábitats que não se sobrepõem. Outras podem revelar “distribuições tipo tabuleiro de xadrez históricos”, co-ocorrendo raramente por terem tido restrições de dispersão desde suas especiações alopátricas (isto é, diferenciado em locais diferentes). Entretanto, tais resultados dão peso

adicional para um papel bastante freqüente de competição na estruturação de comunidades.

19.2.6 Síntese do papel da competição

Podemos, agora, tirar algumas conclusões sobre o papel de competição discutido nesta seção.

1. Competição interespecífica é uma explicação possível e, sem dúvida, plausível para muitos aspectos da organização de muitas comunidades – mas nem sempre é uma explicação comprovada.
2. Uma das principais razões para isto é que a competição ativa e atuante no presente tem sido estudada e demonstrada em apenas um pequeno número de comunidades. De maneira geral, sua prevalência real pode ser julgada apenas imperfeitamente a partir dos resultados e considerações discutidas anteriormente.
3. Como uma alternativa à competição atuando no presente, o fantasma da competição passada pode sempre ser invocado para dar uma explicação para padrões observados hoje em dia. Entretanto, tal facilidade na invocação de competição passada é devido ao fato de ser impossível observá-la diretamente e, portanto, difícil de rejeitá-la.
4. As comunidades escolhidas para estudo talvez não sejam típicas. Ecólogos interessados especificamente em competição podem ter escolhido sistemas “interessantes”. Estudos que falham em mostrar diferenciação de nicho podem freqüentemente ter sido considerados falhos e acabarem permanecendo, em sua maioria, não-publicados.
5. Os padrões de comunidades descobertos, mesmo quando eles parecem dar suporte à hipótese de competição, freqüentemente possuem explicações alternativas. Por exemplo, espécies que possuem distribuições negativamente associadas podem ter especiado de forma alopátrica recentemente, e suas distribuições podem ainda estar expandindo uma sobre a outra.
6. A explicação recorrente alternativa à competição como a causa de padrões em comunidades é que estes podem ter surgido simplesmente pelo acaso. A diferenciação de nicho pode ocorrer porque as várias espécies evoluíram independentemente em direção à especialização, e por seus nichos especializados serem aleatoriamente diferentes. Mesmo nichos dispostos ao acaso ao longo de uma dimensão de recursos apresentam algum grau de diferença. Similarmente, espécies podem diferir em suas distribuições porque cada uma foi capaz, independentemente, de colonizar e de se estabelecer somente em uma pequena proporção dos hábitats adequados a cada uma. Dez bolas azuis e 10 bolas vermelhas jogadas ao acaso em 100 caixas quase certamente terminarão com distribuições diferentes. Conseqüentemente, a competição não pode ser inferida a partir de meras “diferenças” apenas. Mas quais tipos de diferenças *de fato* possibilitam a ação de competição a ser inferida? Este é o domínio da abordagem de modelos nulos.
7. A abordagem com modelos nulos, tanto no estudo de diferenciação de nicho, de padrões morfológicos ou de pa-

drões de distribuições associadas negativamente é, sem dúvida, válida. Devemos nos proteger contra a tentação de ver competição em uma comunidade simplesmente pelo fato de estarmos procurando-a. Por outro lado, a abordagem é fadada a ter uso limitado, a menos que ela seja aplicada a grupos (geralmente guildas) dentro dos quais a competição possa ser esperada. Em seu favor, a abordagem com modelos nulos faz com que investigadores sejam críticos e impede que estes tirem conclusões precipitadas. Em última análise, ela nunca poderá substituir o conhecimento detalhado da ecologia das espécies em questão no campo, ou de experimentos manipulativos planejados para revelar competição por meio de aumentos ou reduções nas abundâncias de espécies (Law e Watkinson, 1989). Ela pode somente ser parte do conjunto de ferramentas dos ecólogos de comunidades.

8. É certo que a competição interespecífica varia em importância de comunidade para comunidade: ela não possui um papel único e generalizado. Por exemplo, ela parece ser frequentemente importante em comunidades de vertebrados, particularmente naquelas estáveis, ricas em espécies, e em comunidades dominadas por organismos sésseis, como plantas e corais. Por outro lado, ela é menos frequentemente importante em algumas comunidades de insetos fitófagos. Um desafio para o futuro é entender a razão de algumas guildas mostrarem evidências de papel de competição, tais como regularidades em razão de tamanho, e outras, não (Hopf *et al.*, 1993).

9. Finalmente, não devemos perder de vista o fato de que a organização de comunidades em estudos de campo é quase certamente influenciada por mais de um tipo de interação populacional; por exemplo, os casos dos peixes-palhaço (ver Seção 19.2.3.1) e fungos ectomicorrízicos (ver Seção 19.2.3.2) envolvem mutualismos, assim como competição, e os mantídeos na Seção 19.2.3.3 eram tanto competidores quanto predadores um do outro. A interação entre predação e competição pode ser particularmente importante, como veremos na Seção 19.4.

19.3 Visões de equilíbrio e de não-equilíbrio na organização de comunidades

Podemos conceber um mundo em que apenas uma espécie de planta (ou herbívoro) possui supremo desempenho ao longo de uma ampla gama de tolerâncias. Neste cenário, a espécie com maior capacidade competitiva (aquela com a maior eficiência em converter recursos em descendentes) deveria levar todas as espécies com menores capacidades competitivas à extinção. A riqueza em espécies que testemunhamos em comunidades reais é uma clara demonstração da falha da evolução em produzir tal espécie suprema. Uma extensão deste argumento competitivo indica que a diversidade pode ser explicada por meio da partição de recursos entre espécies competidoras cujas exigências não se sobrepõem completamente, como discutido em detalhe na Seção 19.2. Entretanto, este argumento baseia-se em duas premissas que nem sempre são válidas.

A primeira premissa é que os organismos estão competindo, o que, por sua vez, segue que os recursos são limitantes.

Entretanto, existem muitas situações em que perturbações físicas, tais como temporais em costões rochosos ou ocorrência freqüente de fogo, podem manter as densidades das populações em um nível baixo. Nestes casos, os recursos não são limitantes e, portanto, os indivíduos não competem por recursos. O papel de perturbações físicas e a visão associada de dinâmica de manchas em comunidades foram discutidos no Capítulo 16. De maneira exatamente análoga, a ação de predadores ou parasitos é freqüentemente uma perturbação no percurso "normal" de uma interação competitiva; a mortalidade resultante pode abrir um espaço para colonização de uma maneira que às vezes é indistinguível daquela gerada por uma bateria de ondas em um costão rochoso ou uma tempestade em uma floresta.

A segunda premissa é que, quando a competição está acontecendo e os recursos são limitados, uma espécie inevitavelmente irá excluir a outra. No mundo real, entretanto, onde nenhum ano é exatamente como o outro, e nenhum centímetro quadrado de chão é exatamente igual ao vizinho, o processo de exclusão competitiva pode não prosseguir em direção ao seu monótono fim. Qualquer força que continuamente mude a direção no mínimo atrasa, e pode mesmo impedir, o alcance de um equilíbrio ou conclusão estável. Qualquer força que simplesmente interrompa o processo de exclusão competitiva pode impedir extinções e aumentar a riqueza de espécies.

Uma distinção básica, portanto, pode ser feita entre teorias de *equilíbrio* e de *não-equilíbrio*. Uma teoria de equilíbrio, como aquela relacionada à diferenciação de nicho, ajuda-nos a focar a atenção nas propriedades de um sistema em um ponto de equilíbrio – tempo e variação não são preocupações centrais. Uma teoria de não-equilíbrio, por outro lado, trata do comportamento transiente de um sistema fora do ponto de equilíbrio, e especificamente foca atenção no tempo e em variação. Seria inocência, é claro, pensarmos que uma comunidade real tenha um ponto de equilíbrio precisamente definido. É errado associar esta visão aos pesquisadores envolvidos com teorias de equilíbrio. A verdade é que investigadores que focam atenção em pontos de equilíbrio têm em mente que estes são meramente estados aos quais o sistema tende a ser atraído, mas sobre os quais pode haver grandes ou pequenas flutuações. De certa forma, portanto, o contraste entre teorias de equilíbrio e de não-equilíbrio é uma questão de grau. Entretanto, esta diferença de foco é instrutiva em revelar o importante papel da heterogeneidade temporal em comunidades.

Conseqüentemente, predadores e parasitos, assim como perturbações físicas, podem interromper o processo de exclusão competitiva, influenciar profundamente o resultado do processo competitivo e impor sua própria ordem na organização de comunidades. Predação e parasitismo podem também afetar a estrutura de comunidades por meio do processo de "competição aparente" (ver Seção 8.6), em que uma ou mais espécies de presas ou hospedeiras sofrem a ação de predadores ou parasitos que são sustentados pela presença de outras espécies de presas ou hospedeiras. Abordaremos o assunto de predação e parasitismo nas próximas duas seções.

teorias de equilíbrio e de não-equilíbrio

19.4 A influência da predação na estrutura de comunidades

19.4.1 Efeitos de pastadores

Aparadores de campos são predadores relativamente não-seletivos capazes de manter vegetações campestres rentes ao solo. Darwin (1859) foi o primeiro a mencionar que a aparição de campos poderia manter uma riqueza em espécies superior àquela observada em sua ausência. Ele escreveu que:

Se turfeiras que sempre são aparadas, e o caso seria o mesmo com turfeiras fortemente pastejadas por quadrúpedes, fossem deixadas crescer, as plantas mais vigorosas desenvolveriam-se plenamente, e gradualmente matariam as menos vigorosas; das 20 espécies crescendo em uma pequena parcela de turfeiras aparadas (3 por 4 pés*) nove desapareceriam caso as outras fossem deixadas crescer livremente.

o pastejo pode aumentar a riqueza em espécies (coexistência mediada por consumidor)...

Os animais pastadores geralmente são mais seletivos do que os aparadores, e isto é claramente demonstrado pela ocorrência, na vizinhança de tocas de coelhos (*Oryctolagus cuniculus*), de plantas que por razões químicas ou físicas não são aceitas por esses animais (incluindo a letalmente venenosa beladona [*Atropa belladonna*] e a urtiga [*Urtica dioica*]). Apesar disso, muitos pastadores parecem ter em geral um efeito similar ao dos aparadores. Portanto, em um experimento, o pastejo por bois (*Bos taurus*) e zebus (*Bos taurus indicus*), em pastagens nativas em uma região montanhosa da Etiópia, foi manipulado de tal forma a ter um controle sem-pastejo e quatro tratamentos com diferentes intensidades de pastejo (diversas réplicas de cada), em dois sítios. A Figura 19.14 mostra como o número médio de espécies de plantas variou nos sítios em outubro, o período quando a produtividade das plantas estava em seu ápice (Mwendera *et al.*, 1997). Significativamente mais espécies ocorreram em níveis intermediários de pastejo do que naqueles em que não houve pastejo ou naqueles em que o pastejo foi mais intenso ($P < 0,05$). Nas parcelas sem pastejo, diversas espécies altamente competitivas, incluindo o capim *Bothriochloa insculpta*, foram responsáveis pela cobertura de 75-90% do solo. Em níveis intermediários de pastejo, entretanto, o gado aparentemente controlou os capins mais agressivos e competitivamente dominantes, possibilitando a persistência de um número maior de espécies de plantas. Porém, em intensidades muito altas de pastejo, o número de espécies foi reduzido, já que o gado foi forçado a mudar o intenso pastejo sobre as espécies preferidas para espécies menos preferidas, levando algumas delas à extinção. Onde a pressão de pastejo foi particularmente intensa, espécies tolerantes ao pastejo, como *Cynodon dactylon*, tornaram-se dominantes.

A composição de comunidades de plantas em diferentes regimes de pastejo claramente depende de diversas caracterís-

* N. de T. Pé corresponde a 0,3048 metro.

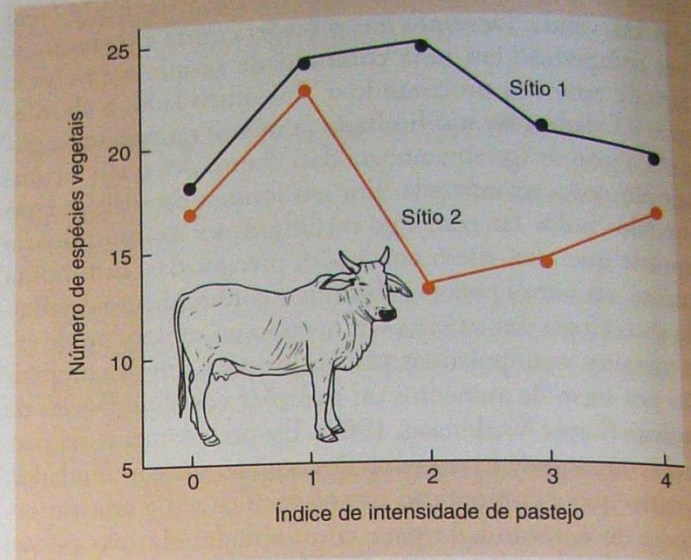


FIGURA 19.14 Médias de riqueza em espécies vegetais de pastagens em parcelas sujeitas a diferentes níveis de pastejo por gado em dois sítios em região montanhosa da Etiópia, em outubro. 0 = sem pastejo; 1 = pastejo leve; 2 = pastejo moderado; 3 = pastejo intenso; 4 = pastejo muito intenso (estimado de acordo com a lotação de gado) (segundo Mwendera *et al.*, 1997).

ticas das espécies. Primeiro, podemos esperar que espécies competitivamente superiores dominem o sistema na ausência de pastejo. Um exemplo particularmente espantoso foi dado por Paine (2002), que mostrou que a exclusão de macro-herbívoros (ouriços-do-mar, quítons e lapas**) de um costão rochoso na zona entre-marés na América do Norte causou o colapso de uma comunidade composta por várias espécies de algas macroscópicas (*kelps*) para uma monocultura de *Alaria marginata*; esta foi 10 vezes mais produtiva do que sua equivalente pastejada (86,0 *versus* 8,6 kg peso úmido m⁻² ano⁻¹). Segundo, vimos que espécies de plantas com características físicas ou químicas contra pastadores provavelmente serão mais fortemente representadas em locais com pastejo. Bullock e colaboradores (2001) também notaram que, enquanto certos capins dominantes diminuíram em importância em respostas ao pastejo por ovelhas, a maioria das espécies de dicotiledôneas aumentaram em abundância, pelo menos em certas épocas do ano. Adicionalmente, o pastejo no verão produziu um aumento na representação de espécies de plantas mais capazes de colonizar clareiras.

Quando a predação promove a coexistência de espécies entre as quais poderia haver, na ausência de predação, exclusão competitiva (devido à redução de densidades de algumas ou de todas as espécies a níveis nos quais a competição é relativamente não-importante), isto é geralmente conhecido como *coexistência mediada por consumo*. Muitos exemplos deste fenômeno têm sido registrados, tal como aquele na Figura 19.14, embora a

... mas nem sempre

a probabilidade de coexistência mediada por consumo é maior em situações com abundância de nutrientes

** N. de T. Também conhecidas popularmente por chapeuzinho-chinês.

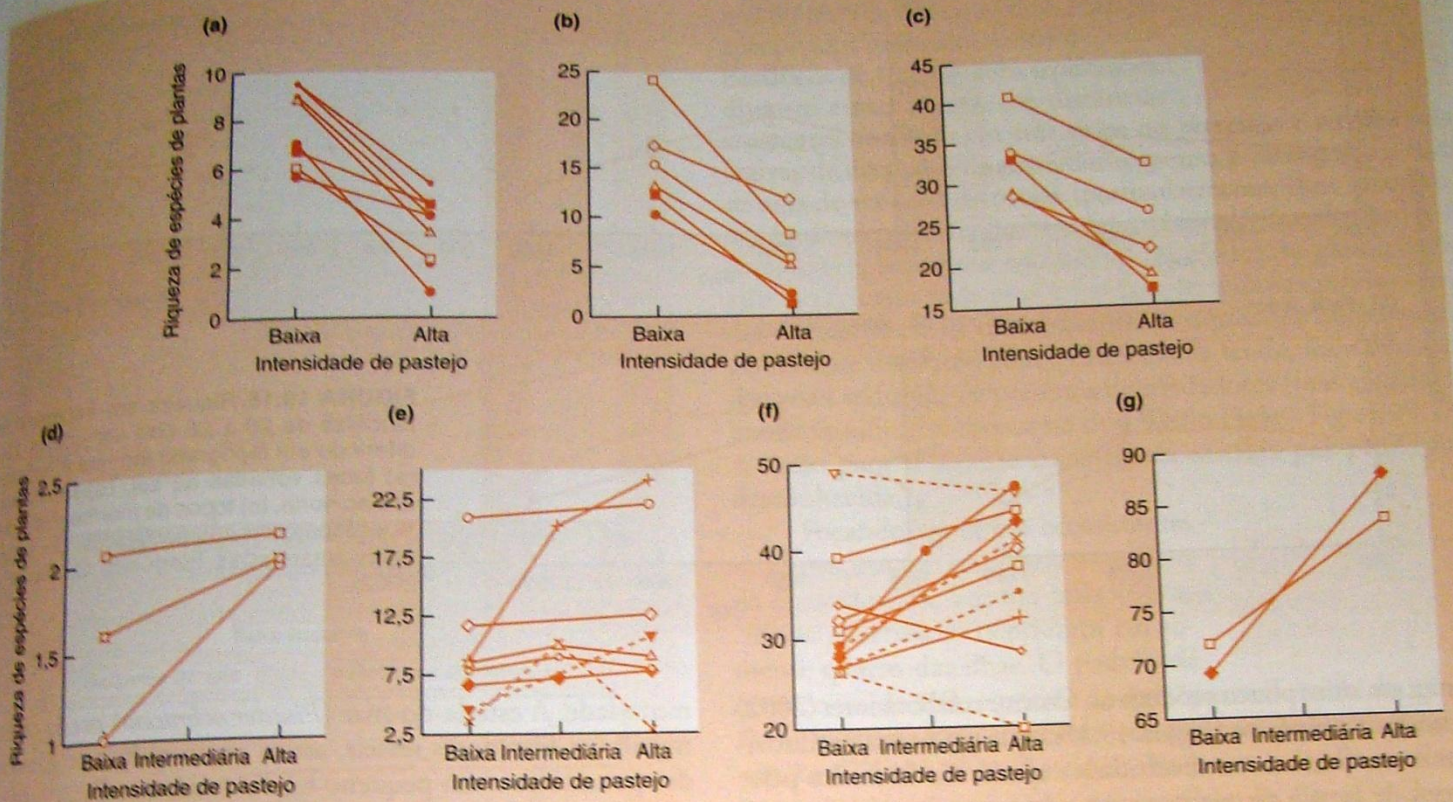


FIGURA 19.15 (a-c) Riqueza em espécies sob pressões contrastantes de pastejo (baixa ou alta) em ecossistemas não-enriquecidos ou pobres em nutrientes. As diferentes linhas indicam resultados de diferentes estudos (aquáticos e terrestres) e estão apresentadas em três diagramas simplesmente por clareza. (d-g) Riqueza em espécies sob pressões contrastantes de pastejo (baixa, intermediária ou alta) em vários ecossistemas enriquecidos ou ricos em nutrientes (segundo Proulx e Mazumder, 1998).

coexistência mediada por pastejo esteja longe de ser universal. Proulx e Mazumder (1998) fizeram uma metanálise de 44 trabalhos sobre os efeitos de pastejo sobre a riqueza em espécies de plantas em ecossistemas lênticos (lagos), lóticos (riachos), marinhos, campestres e florestais. Os autores concluíram que o resultado foi fortemente dependente da situação em que o estudo foi feito, se em falta ou abundância de nutrientes. Todos os 19 estudos feitos em ecossistemas não-enriquecidos ou pobres em nutrientes exibiram significativamente menor riqueza em espécies quando sob alta intensidade de pastejo do que quando sob baixa intensidade de pastejo (Figura 19.15a-c). Em contraste, 14 das 25 comparações de ecossistemas enriquecidos ou ricos em nutrientes mostraram significativamente maior riqueza em espécies sob alta intensidade de pastejo (indicando coexistência mediada por pastejo) (Figura 19.15d-g). Nove dos 11 estudos remanescentes em que havia abundância de nutrientes não mostraram diferenças em relação ao regime de pastejo, e dois mostraram declínio na riqueza de espécies. A ausência de coexistência mediada por pastadores em situações não-produtivas pode refletir o pobre potencial de crescimento das espécies menos competitivas que, em circunstâncias com abundância de nutrientes, seriam liberados da dominação competitiva como resultado do pastejo.

Osem e colaboradores (2002) avaliaram os efeitos interativos entre pastejo e produtividade em um estu-

do de plantas anuais herbáceas no semi-árido Mediterrâneo em Israel. Eles registraram a resposta da comunidade quando protegida do pastejo por ovelhas em quatro situações topográficas adjacentes – encostas sul, encostas norte, topos de morros e vádís (*wadis*, leitos de riachos secos) (Figura 19.16). A produtividade anual acima do solo foi medida anualmente durante quatro anos, no pico da estação, em quatro subparcelas cercadas, por sítio, e típicas de ecossistemas de semi-árido (10-200 g de matéria seca por m⁻²) com exceção dos vádís (até 700 g de matéria seca por m⁻²). Os valores medidos foram tidos como representativos da produtividade “potencial” nas parcelas pastejadas adjacentes. O pastejo somente aumentou a riqueza em espécies de plantas nos sítios mais produtivos (vádís) (Figura 19.16d). Nos outros sítios menos produtivos, a riqueza em espécies ou não foi afetada ou diminuiu com o pastejo. Estes resultados são consistentes com aqueles publicados por Proulx e Mazumder (1998) e apóiam a antiga proposta de Huston (1979) de que o pastejo deve afetar a diversidade em direções opostas em ecossistemas pobres ou ricos em nutrientes.

A Figura 19.17a e b mostra a relação entre riqueza em espécies e produtividade potencial individualmente para todas as subparcelas e todos os anos (visto que precipitação e produtividade variaram tanto espacial quanto temporalmente), em locais com e sem pastejo. Sob pastejo, a riqueza em espécies foi positivamente relacionada à produtividade em toda a amplitude estudada. Na ausência de pastadores, entretanto, a relação positiva somente

respostas das comunidades ao pastejo depende da produtividade

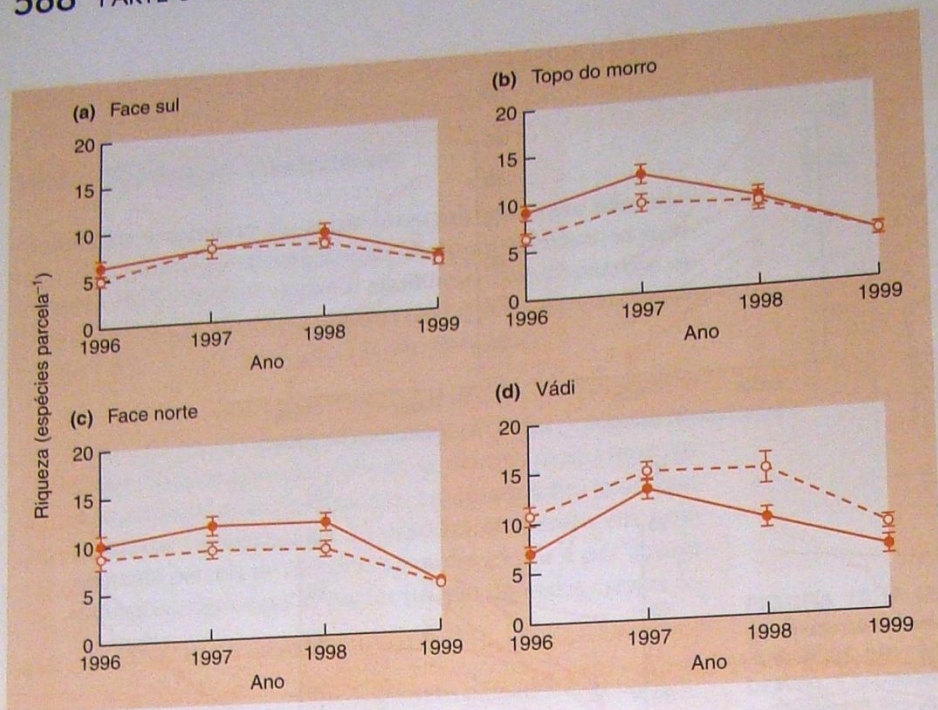


FIGURA 19.16 Riqueza em espécies (em parcelas de 20 x 20 cm) em quatro sítios diferindo em topografia em Israel, em abril: (a) faces voltadas ao sul, (b) faces voltadas ao norte, (c) topos de morros e (d) vádi. ● = subparcelas não-pastejadas; ○ = subparcelas pastejadas (segundo Osem *et al.*, 2002).

ocorreu em sítios pouco produtivos. Osem e colaboradores (2002) propuseram a hipótese (Figura 19.17c) que em baixas produtividades o crescimento e a diversidade vegetais são limitados pelos recursos de água e de nutrientes no solo, e em altas produtividades (com suas altas biomassas associadas) a competição é predominantemente pelo recurso luz no dossel. Assim, na amplitude de baixa produtividade, a riqueza ou foi reduzida pelo pastejo ou não foi afetada, provavelmente devido à eliminação de plantas e pisoteio. Nos sítios altamente produtivos de vádi, entretanto, a riqueza em espécies continuou a aumentar com o pastejo, provavelmente devido à redução em competição por luz pela eliminação das plantas palatáveis maiores.

...e características das espécies de plantas

De maneira geral, portanto, a forma pela qual a riqueza em espécies de plantas responde ao pastejo depende parcialmente da intensidade de pastejo, da

história evolutiva da comunidade de plantas e, portanto, das características particulares das plantas representadas, e da produtividade primária do ecossistema em questão. Um aumento na riqueza em espécies em resposta ao pastejo deve ser esperado se os pastadores se alimentam preferencialmente das espécies competitivamente dominantes, uma previsão que tem recebido apoio em situações tão diversas quanto pastejo por gado na Etiópia e litorinas (*Littorina littorea*) alimentando-se de algas em poças de maré de costões rochosos (Lubchenco, 1978). Por outro lado, uma redução em riqueza em espécies deve ser esperada se as plantas usadas preferencialmente na alimentação são competitivamente inferiores, como era o caso das litorinas que se alimentavam de algas no substrato emergente no estudo de Lubchenco.

19.4.2 O efeito de carnívoros

coexistência mediada por predador em um costão rochoso...

A zona entremarés também foi o local do trabalho pioneiro de Paine (1966) a respeito da influência de um carnívoro de topo sobre a estrutura de co-

munidade. A estrela-do-mar (*Pisaster ochraceus*) preda cracas e mexilhões filtradores sésseis, assim como quítons e gastrópodes pastadores e um pequeno búzio carnívoro. Estas espécies, juntamente com uma esponja e quatro algas macroscópicas, formam associações previsíveis em costões rochosos nas costas do Pacífico na América do Norte. Paine removeu todas as estrelas-do-mar de uma porção do costão rochoso, medindo cerca de 8 m de comprimento por 2 m de profundidade, e continuou a excluí-las durante diversos anos. Em intervalos irregulares, a densidade de invertebrados e a cobertura de algas bentônicas foram avaliadas na área experimental e em um sítio-controle adjacente. Este último permaneceu sem mudanças durante o estudo. A remoção de *P. ochraceus*, entretanto, teve enormes conseqüências. Dentro de alguns meses, a craca *Balanus glandula* estabeleceu-se com sucesso. Posteriormente, o local ocupado pelas cracas passou a ser densamente ocupado por mexilhões (*Mytilus californianus*), estes últimos passando a dominar o local. Com exceção de uma alga, todas as demais desapareceram, aparentemente devido à falta de espaço. Os pastadores tenderam a se deslocar para outros locais, parcialmente devido à limitação de espaço e parcialmente devido à falta de alimento adequado. No final, a remoção da estrela-do-mar levou à redução do número de espécies de 15 para oito. A principal influência da estrela-do-mar parece ser a disponibilização de espaço para espécies subordinadas competitivamente. Ela deixa uma área livre de cracas e, de maior importância, livre dos dominantes mexilhões, que, de outra forma, deslocariam outros invertebrados e algas por meio de competição por espaço. Novamente, existe coexistência mediada por consumidor. Observe que este argumento aplica-se especificamente aos ocupantes primários de espaço, tais como os mexilhões, as cracas e as macroalgas. Em contraste, seria esperado um aumento no número de espécies menos conspícuas associadas às conchas vivas e mortas de mexilhões no leito que se desenvolve após a remoção de *Pisaster* (mais de 300 espécies de animais e plantas ocorrem em leitos de mexilhões; Suchanek, 1992).

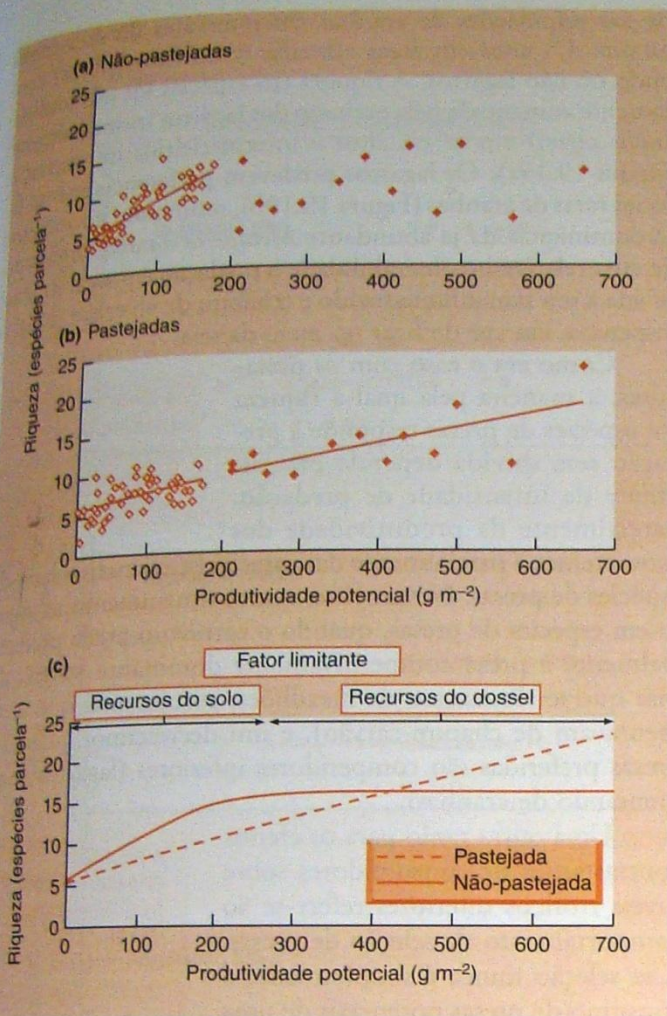


FIGURA 19.17 Relação entre produtividade anual acima do solo (medido em subparcelas não-pastejadas) e riqueza em espécies em subparcelas (a) não-pastejadas e (b) pastejadas. Símbolos abertos representam subparcelas com baixa produtividade (< 200 g matéria seca m^{-2} ; topos de morros, faces sul e norte em todos os anos somados com vádi na estação seca de 1999). Símbolos fechados representam subparcelas com alta produtividade (> 200 g matéria seca m^{-2} ; sítios de vádi em outros anos que não 1999). (c) Modelo conceitual da relação entre produtividade e riqueza em espécies em regiões semi-áridas do Mediterrâneo com e sem pastejo (segundo Osem *et al.*, 2002).

Experimentos similares àqueles de Paine foram feitos em ambientes mais desafiadores como fendas hidrotermais em profundidades de 2.500 m no leste tropical do Oceano Pacífico

(Micheli *et al.*, 2002). Os autores monitoraram a colonização de substratos apropriados para recrutamento (cubos basálticos de 10 cm), com replicações, durante cinco meses, em distâncias crescentes da fenda em três sítios na presença e na ausência (caixas de exclusão) de predadores (peixes e caranguejos). Em termos de redução de presas (particularmente, dois gastrópodes endêmicos às fendas – a lapa [*Lepetodrilus elevatus*] e o caramujo [*Cyathernia naticoides*]), os efeitos de predação foram mais fortes próximos à fenda com maiores produtividades e abundância de invertebrados. A riqueza de espécies, que geralmente diminuiu com a distância da fenda, foi na maioria das vezes reduzida na presença de predadores (mas estatisticamente significativa apenas no sítio Worm Hole – Figura 19.18). A razão para a falta de coexistência medida por predação é desconhecida.

Focando agora em ecossistemas terrestres, em um estudo de nove ilhas da Escandinávia, corujas anãs (*Glauucidium passerinum*) ocorreram em somente quatro das ilhas. O padrão de ocorrência de três espécies de aves passeriformes do gênero *Parus* mostrou uma marcante relação com a distribuição das corujas (Tabela 19.1). As cinco ilhas sem a coruja predadora foram habitadas por uma única espécie de *Parus*, o chapim-carvão (*Parus ater*). Entretanto, na presença de coruja, o chapim-carvão sempre tinha a companhia de duas espécies maiores, o chapim-do-salgueiro (*P. montanus*) e o chapim-de-crista (*P. cristatus*). Kullberg e Ekman (2000) sugerem que o chapim-carvão, a espécie menor, é superior na competição por exploração de alimentos. As duas espécies maiores, entretanto, possuem uma vantagem por meio de interferência competitiva em sítios de forrageio próximos a troncos de árvores, onde eles estão mais seguros em relação a predadores; em outras palavras, as espécies maiores são menos afetadas por predação da coruja do que o chapim-carvão. Isto sugere que as corujas, reduzindo a dominância competitiva do chapim-carvão, possam ser responsáveis pela coexistência mediada por predação.

Entretanto, um aumento em riqueza em espécies por meio de predação com certeza não é universal em ecossistemas terrestres. Spiller e Schoener (1998) revisaram diversos estudos envolvendo aves

coexistência mediada por predador entre aves passeriformes...

...mas não em comunidades de fendas hidrotermais

...mas não entre comunidades de insetos ou aranhas

TABELA 19.1 Área, distância do continente e ocorrência de pares de corujas anãs e três espécies de chapim (segundo Kullberg e Ekman, 2000).

Ilha	Área (km ²)	Distância do continente (km)	Coruja anã	Chapim-carvão	Chapim do salgueiro	Chapim de crista
Åland	970	50	+	+	+	+
Osel	3.000	15	+	+	+	+
Dragö	989	10	+	+	+	+
Karlö	200	7	+	+	+	+
Gotland	3.140	85		+	+	
Öland	1.345	4		+		
Bornholm	587	35		+		
Hanö	2,2	4		+		
Visingsö	30	6				

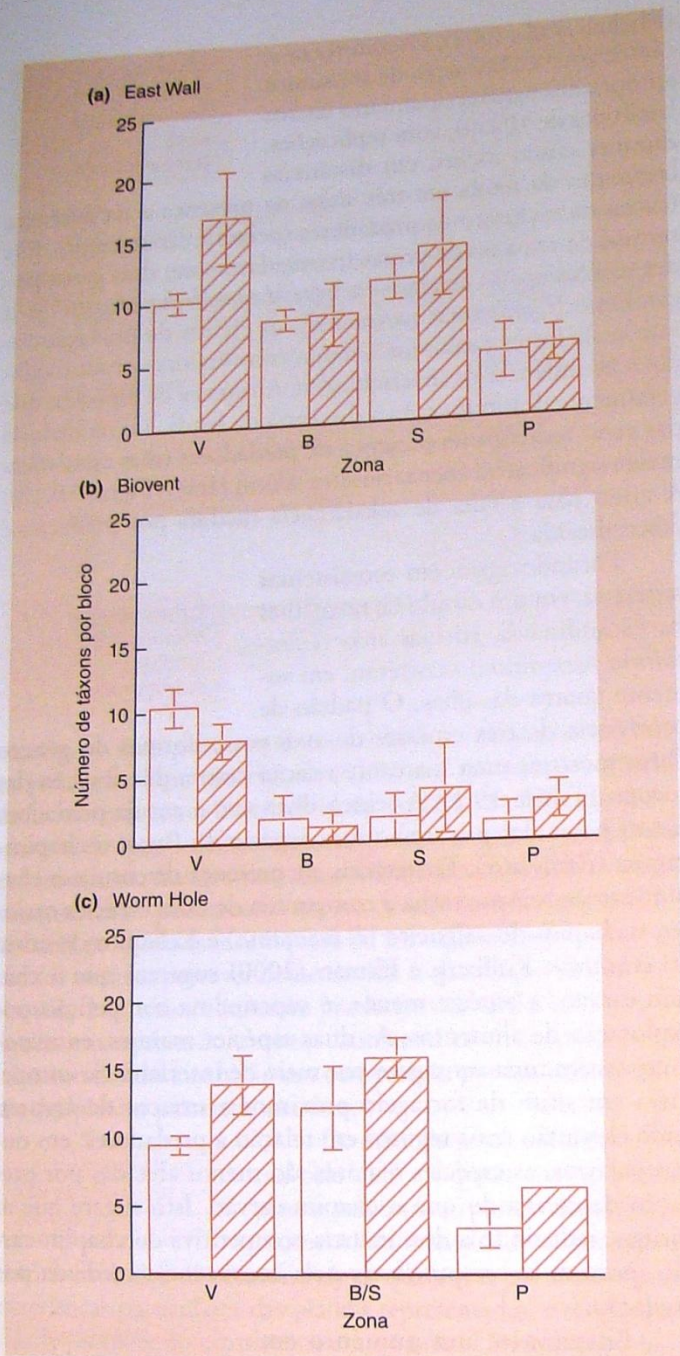


FIGURA 19.18 Padrões de riqueza em espécies de invertebrados (vermes da ordem Vestimentifera (classe Pogonophora), vermes da classe Polychaeta, gastrópodes, bivalves e crustáceos) em substratos artificiais após cinco meses em três sítios sujeitos a dois tratamentos experimentais: (a) East Wall, (b) Biovent e (c) Worm Hole. Resultados de quatro zonas cujos limites são baseados em temperatura da água e invertebrados bentônicos dominantes (em distâncias crescentes da fenda hidrotermal: Vestimentifera [V], bivalve [B], filtradores de material em suspensão [S] e periferia [P]). As duas zonas intermediárias foram combinadas no sítio Worm Hole. Tratamentos experimentais: = sem exclusão; = com exclusão de predadores móveis – peixes e caranguejos (segundo Micheli *et al.*, 2002).

que predam gafanhotos, roedores que predam besouros carabídeos e lagartos que predam aranhas e concluíram que estes predadores geralmente ou reduzem a riqueza de presas ou não as afeta. Em seu próprio estudo nas Bahamas, eles fizeram cen-

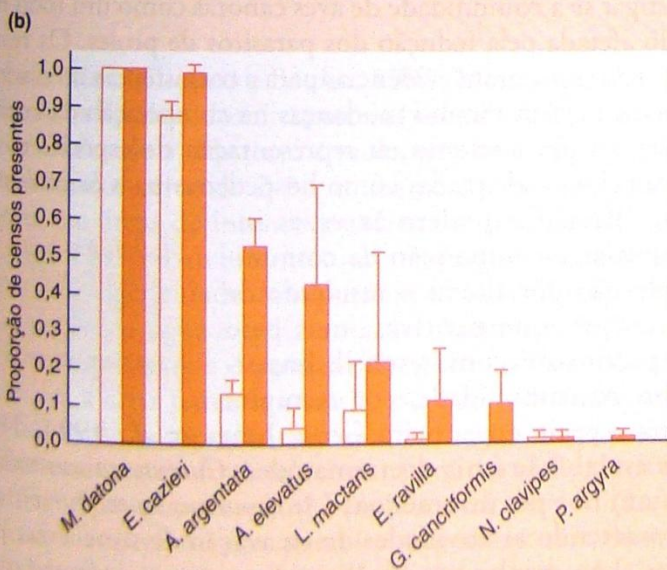
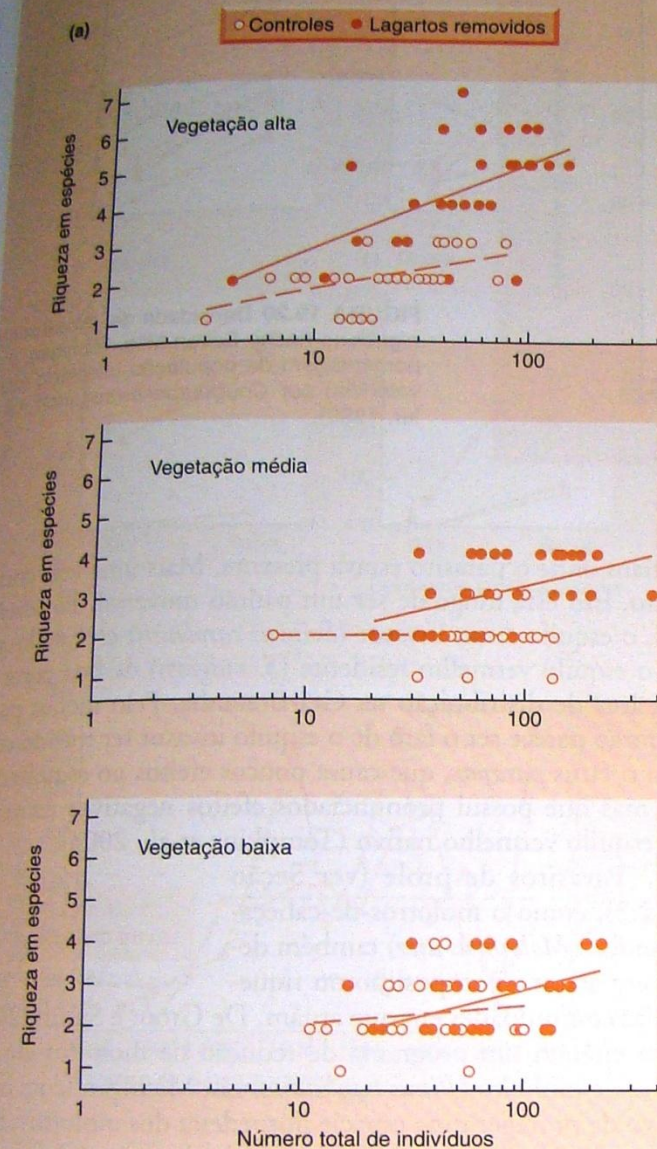
tos das populações de aranhas em intervalos de dois meses durante 4,5 anos em áreas cercadas (com três réplicas) con-
durante ou não lagartos. A riqueza em espécies foi extraordinariamente aumentada pela exclusão dos lagartos (principalmente *Anolis sagrei*) em níveis altos e intermediários na vegetação (Figura 19.19a). Os lagartos predavam preferencialmente espécies raras de aranhas (Figura 19.19b), resultando no aumento de dominância da já abundante *Metaperia datona*, uma espécie cuja relativa invulnerabilidade à predação é provavelmente devida a seu tamanho reduzido e o hábito de viver em refúgios suspensos, em vez de ficar no meio da teia.

Como era o caso com os pastadores, a maneira pela qual a riqueza em espécies de presas responde à predação sem dúvida depende parcialmente da intensidade de predação, parcialmente da produtividade dos ecossistemas e parcialmente das características particulares das espécies de presas. Novamente, vemos um aumento na riqueza em espécies de presas, quando o carnívoro preda preferencialmente a presa competitivamente dominante (estrela-do-mar que se alimentava de mexilhões, corujas anãs que se alimentavam de chapim-carvão), e um decréscimo, quando as presas preferidas são competidores inferiores (lagartos se alimentando de aranhas).

Uma outra razão para os efeitos contrastantes de consumidores sobre níveis tróficos inferiores refere-se ao comportamento de seleção de presas. Essa seleção nunca é simplesmente o consumo de presas potenciais de uma comunidade até a extinção, passando então a predação de uma outra presa. A seleção é modulada pelo tempo ou energia gasta na procura da presa preferida (ver o Capítulo 9). Adicionalmente, muitas espécies possuem uma dieta mista. Entretanto, algumas espécies trocam rapidamente uma espécie de presa por outra, consumindo desproporcionalmente mais do tipo mais comum entre as presas aceitáveis. Em teoria, tal comportamento poderia levar à coexistência de um grande número de espécies relativamente raras (uma coexistência mediada por consumo do tipo dependente de frequência). Neste contexto, existe evidência de que a predação de sementes de árvores tropicais é frequentemente mais intensa onde as sementes estão em maior densidade (abaixo e próximo ao adulto que as produziram) (Connell, 1979); as larvas herbívoras da borboleta *Battus philenor* procuram por imagens de formato de folha das duas espécies de plantas hospedeiras quando estão forrageando e se concentram naquela que for mais comum (Rauscher, 1978); o peixe zooplantívoro de água doce *Rutilus rutilus* troca sua presa preferida, dáfnias planctônicas, por dáfnias associadas ao sedimento, quando a densidade da primeira cai para cerca de 40 por litro (Townsend *et al.*, 1986); peixes piscívoros coralinos (*Cephalopholis boenak* e *Pseudochromis fuscus*) concentram-se sobre o abundante peixe cardinal (principalmente *Apogon fragilis*) quando estes estão presentes, deixando os jovens de muitas outras espécies de peixes relativamente intocados (Webster e Almany, 2002). Entretanto, tal

a dieta preferencial de predadores pode modificar o resultado

a seleção dependente de frequência às vezes pode aumentar a diversidade



seleção dependente de frequência não é uma regra geral e pode não ser comum. Por alguma razão, algumas espécies são tão especializadas que a troca de dieta não é uma opção – pandas gigantes são especializados em brotos de bambus e a especialização em dieta é igualmente extrema em muitos insetos fitófagos. Em outros casos, um predador pode ser sustentado por um tipo de presa enquanto extermina outras. Isto tem sido sugerido para a serpente *Boiga irregularis* introduzida na pequena ilha de Guam, meio caminho entre o Japão e a Nova Guiné. Coincidente com sua chegada no início da década de 1950 e sua subsequente dispersão pela ilha, a maioria das 18 espécies nativas de aves declinaram acentuadamente, e sete estão agora extintas. Savidge (1987) sugere que, por incluir pequenos e abundantes lagartos em sua dieta, *B. irregularis* pôde manter altas densidades, o que acarretou no extermínio das espécies mais vulneráveis de aves.

19.5 Influência do parasitismo na estrutura de comunidades

A incidência de um parasito, assim como outro tipo de consumidor, pode determinar se uma espécie hospedeira ocorre ou não em uma determinada área.

parasitos podem levar espécies hospedeiras sensíveis à extinção

Assim, a extinção de cerca de 50% da fauna endêmica de aves em ilhas do Havaí tem sido atribuída em parte à introdução de patógenos de aves, tais como malária e varíola das aves (van Riper *et al.*, 1986); mudanças na distribuição do alce norte-americano (*Alces alces*) têm sido associadas ao nematóide parasita *Pneumostrongylus tenuis* (Anderson, 1981). Provavelmente a maior disrupção de estrutura de comunidades por um parasito foi a destruição da castanheira (*Castanea dentata*) em florestas norte-americanas, onde ela era dominante em grandes áreas até a introdução do fungo patógeno *Endothia parasitica*, provavelmente da China.

Assim como pastadores e carnívoros, parasitos também podem causar efeitos sutis. Em muitos riachos de Michigan, EUA, larvas do tricóptero herbívoro *Glossosoma nigrior* possuem um papel-chave na comunidade, pois,

um microparasita com efeitos diretos e indiretos sutis em uma comunidade de riacho

por meio de seu forrageio, mantêm a quantidade de algas em baixos níveis, com conseqüências negativas para a maioria dos outros herbívoros no riacho (Kohler, 1992). *G. nigrior* é sujeito a surtos esporádicos de um microsporídeo microparasito altamente específico, *Cougourdella*, que resulta em reduções

FIGURA 19.19 (a) Riqueza em espécies de aranhas em relação ao total de indivíduos (todos os censos) na presença e na ausência de lagartos em três alturas da vegetação. Para um dado número de indivíduos, cercados sem lagartos (●) continham um número maior de espécies de aranhas do que cercados com lagartos (○), exceto em vegetação baixa. (b) Proporção média dos censos em que cada aranha tecedora de teia foi registrada por cercado na presença (□) e na ausência (■) de lagartos. Barras de erros indicam ± DP (segundo Spiller e Schoener, 1998).

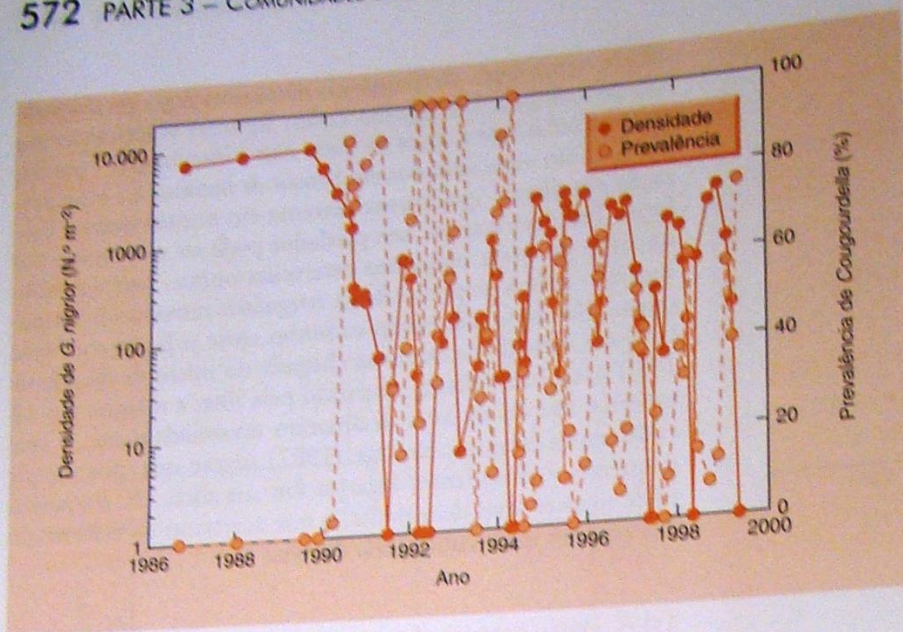


FIGURA 19.20 Densidade de *Glossosoma nigrior* no riacho Seven Mile, Michigan, e a porcentagem da população infectada (prevalência) por *Cougourdella* (segundo Kohler, 1992).

drásticas da densidade de *G. nigrior* em todo o riacho, podendo ser mantido assim durante anos. No riacho Seven Mile, por exemplo, a densidade média de *G. nigrior* foi de 6.285 por m^2 nas 10 gerações anteriores à epidemia causada pelo parasito em 1990, passando na década seguinte a ter densidades médias de 164 por m^2 (Figura 19.20). O declínio de *G. nigrior* levou ao aumento em abundância de seu recurso alimentar (Figura 19.21a). Como consequência, diversos herbívoros (19.21b-d), incluindo uma espécie previamente ausente ou extremamente rara (Figura 19.21e), tornaram-se mais abundantes após o declínio de *G. nigrior* causado pelo parasito. Portanto, por reduzir a abundância do herbívoro competitivamente dominante, o parasito aumentou a equitabilidade entre os herbívoros (um componente da diversidade de espécies) e pode ter sido responsável pelo aumento em riqueza de espécies. Este exemplo, portanto, tem o carimbo da coexistência mediada por parasito. O parasito também foi responsável por efeitos adicionais – o aumento na abundância de algas aparentemente resultou em mais partículas de matéria orgânica morta fina (por meio do desprendimento de células de algas), que, por sua vez, causou um aumento na densidade de filtradores (Figura 19.21f). Adicionalmente, houve o aumento de espécies de herbívoros vulneráveis (*G. nigrior* é relativamente invulnerável à predadores), que como consequência causou o aumento da densidade de tricópteros (*Rhyacophila manistee*) e plecópteros (*Paragnetina media*) predadores (Figura 19.21g).

coexistência de lagartos no Caribe mediada por parasito...

Em ecossistemas terrestres, exemplos de coexistência mediada por parasitos também são evidentes. Por exemplo, o parasito causador da malária *Plasmodium azurophilum* infecta duas espécies de lagartos *Anolis* nas Ilhas Saint Martin no Caribe. Um dos lagartos, tido como competitivamente dominante, é bem-distribuído pela ilha, e o outro somente é encontrado em uma área limitada. Schall (1992) mostrou que o competidor superior era muito mais suscetível à infecção pelo parasito e, interessantemente, as duas espécies somente coe-

xistiam onde o parasito estava presente. Mais uma vez, entretanto, isto está longe de ser um padrão universal. Por exemplo, o esquilo cinza invasor (*Sciurus carolensis*) está deslocando o esquilo vermelho residente (*S. vulgaris*) de boa parte de sua área de distribuição na Grã-Bretanha. Pelo menos parte da razão parece ser o fato de o esquilo invasor ter trazido consigo o vírus *parapox*, que causa poucos efeitos no esquilo cinza, mas que possui pronunciados efeitos negativos na saúde do esquilo vermelho nativo (Tompkins *et al.*, 2003).

Parasitos de prole (ver Seção 12.2.3), como o molotro-de-cabeça-castanha (*Molothrus ater*) também deveriam afetar a composição ou riqueza das comunidades em que atuam. De Groot e Smith (2001) aproveitaram um programa de redução de molotros em florestas de pinheiro (*Pinus banksiana*) em Michigan (com o objetivo de proteger uma espécie hospedeira dos molotros, *Dendroica kirtlandii*, ave canora ameaçada de extinção), para investigar se a comunidade de aves canoras como um todo havia sido afetada pela redução dos parasitos de proles. Os resultados não mostraram evidências para a coexistência mediada por parasitos, nem mesmo mudanças na composição da comunidade ou um aumento na representação de espécies de aves canoras não-adequadas como hospedeiras para os molotros.

...mas não em aves canoras

Parasitos podem às vezes influenciar a composição da comunidade não por alterar o resultado de interações competitivas, mas pelo impacto sobre uma espécie importante na comunidade, por exemplo, uma espécie engenheira (*sensu* Jones *et al.*, 1994, 1997). Os estágios juvenis do trematódeo *Curtuteria australis* existem nos pés de amêijoas (*Austrovenus stutchburyi*), comprometendo as atividades de escavação de túneis das amêijoas. Isto resulta em amêijoas fortemente infectadas permanecendo imóveis na superfície do sedimento, onde são facilmente predadas por ostreiros, o hospedeiro definitivo

parasitos que influenciam espécies com fortes interações na comunidade

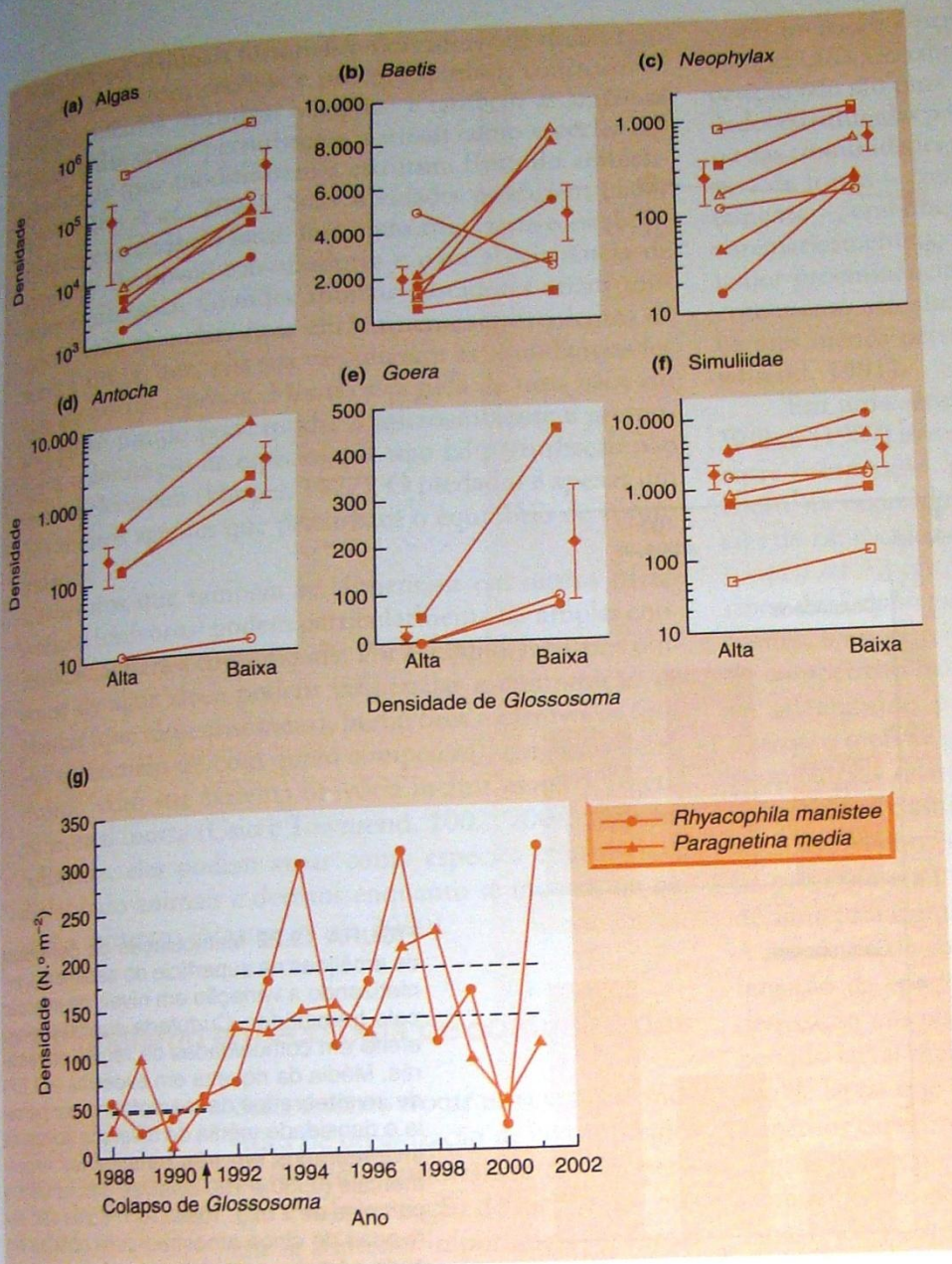


FIGURA 19.21 Densidades médias de (a) algas aderidas a substrato (células cm⁻²), (b-e) insetos herbívoros (número m⁻²) e (f) filtradores (número m⁻²), em relação à densidade de *Glossosoma nigrior* (alta, antes do surto do parasito; baixa, durante o surto do parasita) em seis riachos. Linhas conectam dados referentes a cada um dos seis riachos; pontos com barras de erros (± 1 EP) indicam médias gerais. (g) Densidade de predadores antes e após a redução da densidade de *G. nigrior* causada pelo parasito no riacho Silver (segundo Kohler e Wiley, 1997).

do trematódeo (Thomas e Poulin, 1998; Mouritsen, 2002). Amêijoas, os bivalves dominantes na Nova Zelândia na zona entre-marés onde o substrato é mole, geralmente permanecem enterrados cerca de 2-3 cm abaixo da superfície. Entretanto, em áreas de intenso parasitismo, grandes quantidades ficam parcial ou mesmo totalmente expostas, aumentando a heterogeneidade da superfície e mudando o padrão de circulação de água e sedimentação. Mouritsen e Poulin (2005) manipularam a densidade de amêijoas na superfície de maneira a criar parcelas com 30 ou 100 indivíduos adicionados sobre a superfície e compararam com parcelas-controlado onde naturalmente existiam poucos indivíduos na superfície. Após seis meses, nos tratamentos com adição de amêijoas à superfície das parcelas experimentais, houve significativamente mais espécies de macroinvertebrados (poliquetas, moluscos, crustáceos, etc.) e aumentaram as densidades de diversos táxons (Figura 19.22).

19.6 Síntese dos efeitos de predadores e parasitos

1. Predadores seletivos em geral podem aumentar a riqueza em espécies de comunidades se a presa preferida são competidores dominantes e em situações onde a produtividade da comunidade é alta. Parece que existe uma certa correlação entre palatabilidade a predadores e alta taxa de crescimento. Se a produção de defesas químicas e físicas pelas presas requer um sacrifício de recursos usados em crescimento e reprodução, podemos esperar que os competidores dominantes na ausência de predadores (e, portanto, que alocam recursos para competição, em vez de defesa) sofram excessivamente na sua presença. Portanto, predadores seletivos podem frequentemente causar aumento na riqueza de espécies. Se predadores atuam de maneira dependente de frequência, então tal efeito deve ser ainda mais forte. Mesmo predadores muito generalistas

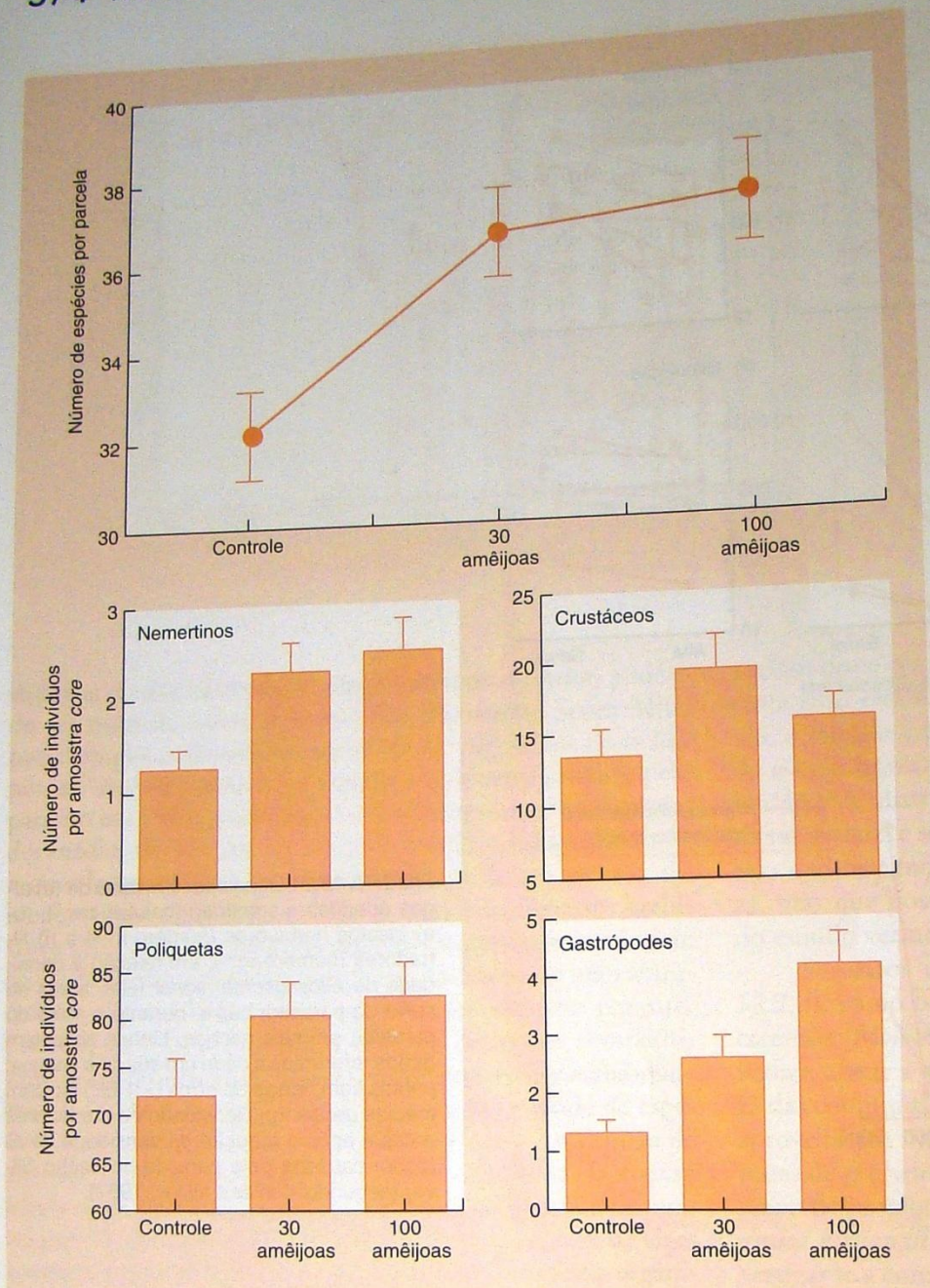


FIGURA 19.22 Manipulação da densidade de amêijoas na superfície do sedimento, mimetizando a variação em níveis de infecção pelo trematódeo *Curtuteria australis*, e seu efeito em comunidades da região entremarés. Média da riqueza em espécies (± 1 EP) de invertebrados da macrofauna por parcela e densidade média de diversos táxons de invertebrados em três tratamentos experimentais (0, 30 e 100 bivalves adicionados a parcelas de 1 m²). Todas as médias são derivadas de cinco amostras-core obtidas em cada parcela, com sete parcelas por tratamento (segundo Mouritsen e Poulin, 2005).

podem causar aumento na diversidade da comunidade por meio da promoção de coexistência mediada por consumo. Se presas são atacadas simplesmente na proporção de suas abundâncias, as espécies que assimilam mais recursos e produzem biomassa e prole mais rapidamente (os competidores dominantes) serão as mais abundantes e, portanto, as mais severamente reduzidas por predação. Note, entretanto, que assim como predadores podem aumentar a riqueza em espécies em alguns casos, em outros, eles reduzem a riqueza de espécies, podendo mesmo não possuir qualquer efeito.

2. É mais provável haver associação entre alta riqueza de presas em situações com intensidade intermediária de predação, visto que a predação muito baixa pode não impedir a exclusão de presas competitivamente inferiores, e a predação muito alta pode levar presas preferidas à extinção. (Note, entretanto, que é difícil definir *a priori* o que é "intermediária".)

3. O papel de predadores e parasitos na determinação da estrutura de comunidades pode frequentemente ser menos importante naquelas onde condições físicas são mais severas, variáveis ou imprevisíveis (Connell, 1975). Em sítios litorâneos abrigados, a predação parece ser uma força dominante na determinação da estrutura de comunidades (Paine, 1966). Mas em comunidades expostas da zona de maré em costões rochosos, onde existe a ação direta de ondas, os predadores parecem ser escassos e ter influência insignificante na sua estrutura (Menge e Sutherland, 1976; Menge *et al.*, 1986). No fundo dos oceanos, fendas hidrotermais constituem uma exceção a estas generalizações, provavelmente devido ao fato de as circunstâncias físicas severas das áreas próximas às fendas também serem altamente produtivas.

4. Os efeitos de animais sobre uma comunidade frequentemente se estendem além daqueles devidos ao consumo de

suas presas. Animais fossoriais ou cavadores de túneis (tais como minhocas, coelhos e porcos-espinho), construtores de montículos (formigas e cupins) e também as amêijoas parasitadas criam perturbações e atuam como espécies engenheiras (por modificarem a estrutura física do ambiente) (Wilby *et al.*, 2001). Suas atividades produzem maior heterogeneidade no local, incluindo sítios para o estabelecimento de novos colonizadores e para a ocorrência de micro-sucessões. Grandes animais pastadores criam mosaicos com manchas ricas em nutrientes provenientes de fezes e urina, que, por sua vez, alteram as abundâncias locais de outras espécies. Mesmo a pegada de uma vaca em um pasto úmido pode mudar o microambiente e promover a colonização de espécies que sem tal perturbação não se estabeleceriam (Harper, 1977). O predador é apenas um dos muitos agentes que perturbam o equilíbrio de comunidades.

- Carnívoros que também se alimentam em outros níveis tróficos (onívoros) podem particularmente ter amplas consequências para a comunidade. Por exemplo, lagostins onívoros de água doce podem influenciar a composição de plantas (que eles consomem), herbívoros e carnívoros (que eles consomem ou com quem competem), e mesmo detritívoros, visto sua extrema onivoria incluir matéria vegetal ou animal morta (Usio e Townsend, 2002, 2004). Adicionalmente, eles podem atuar como espécies engenheiras, deslocando animais e detritos enquanto se movem ou cavam o substrato (Stazner *et al.*, 2000).

como predação e perturbação que diminuem a influência de competição). Certamente, comunidades estruturadas por competição não são uma regra geral, assim como não são comunidades estruturadas por qualquer outra força individual. A maioria das comunidades provavelmente é organizada por uma mistura de forças – competição, predação, perturbações e recrutamento –, embora suas importâncias relativas possam variar sistematicamente, com competição e predação figurando com maior proeminência em comunidades nas quais níveis de recrutamento são altos (Menge e Sutherland, 1987) e em ambientes menos perturbados (Menge e Sutherland, 1976; Townsend, 1991).

Em uma série de experimentos, Wilbur (1987) investigou as interações entre competição, predação e perturbação na ocorrência de quatro espécies de rãs e sapos em pequenos lagos

as condições físicas podem moderar os efeitos de predadores e de parasitos

(poças) na América do Norte. Na ausência de predadores, girinos de *Scaphiopus holbrooki* eram competitivamente dominantes, e no extremo oposto, *Hyla chrysoscelis* tinha habilidade competitiva bastante reduzida (Figura 19.23a). A presença de salamandras predadoras, *Notophthalmus viridescens*, não alterou o total de girinos que chegaram à metamorfose, mas as abundâncias relativas foram alteradas porque *S. holbrooki*, o competidor dominante, foi seletivamente predado (Figura 19.23b). Wilbur também avaliou as comunidades de girinos, na presença e na ausência de predadores, em relação à perda de água para simular uma situação de seca natural (perturbação). A influência de competição foi o retardo em crescimento e postergação da época de metamorfose, criando, assim, o risco de dessecação em poças que estejam secando. *S. holbrooki* tinha o período larval mais curto e isto resultava em uma maior proporção de larvas que chegavam com sucesso à metamorfose nos tratamentos experimentais sujeitos à dessecação e sem predadores. A presença de predadores aliviou o impacto de competição, possibilitando aos girinos sobreviventes de várias espécies crescerem rapidamente e se metamorfosearem antes do secamento da poça.

19.7 Pluralismo em ecologia de comunidades

comunidades não necessariamente são estruturadas por um único processo biológico

Seria errôneo trocar uma visão monolítica de organização de comunidades (a suprema importância de competição e diferenciação de nicho) por outra (a suprema importância de forças

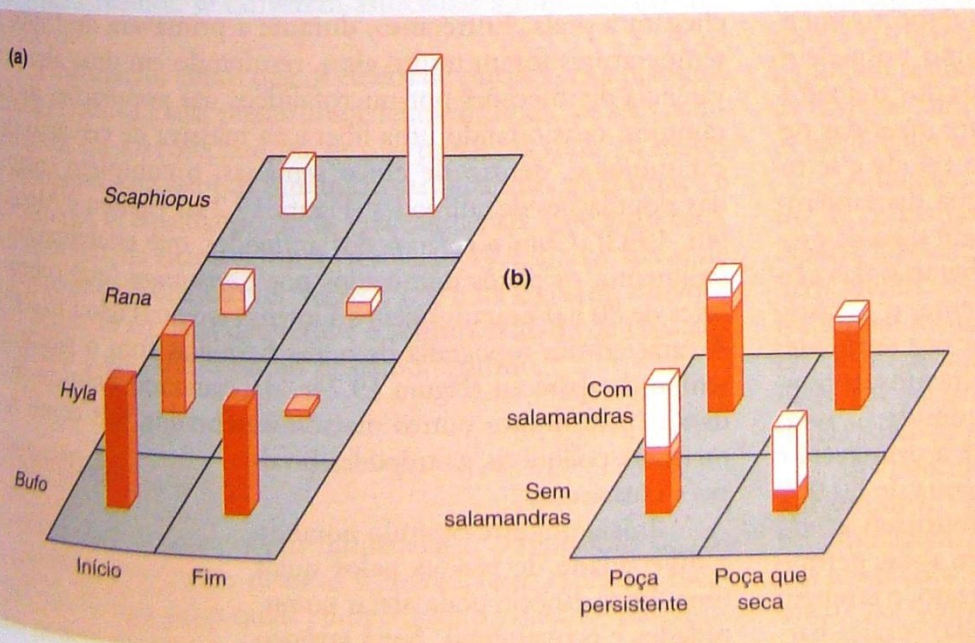


FIGURA 19.23 (a) Abundância relativa de girinos de cada uma das quatro espécies introduzidas com alta densidade em poças (início) e abundância relativa de metamorfos no fim do experimento (final). (b) Número de metamorfos das quatro espécies na ausência e presença de salamandras predadoras, e em poças persistentes ou que secaram durante o período de 100 dias de experimento (segundo Wilbur, 1987; Townsend, 1991a).

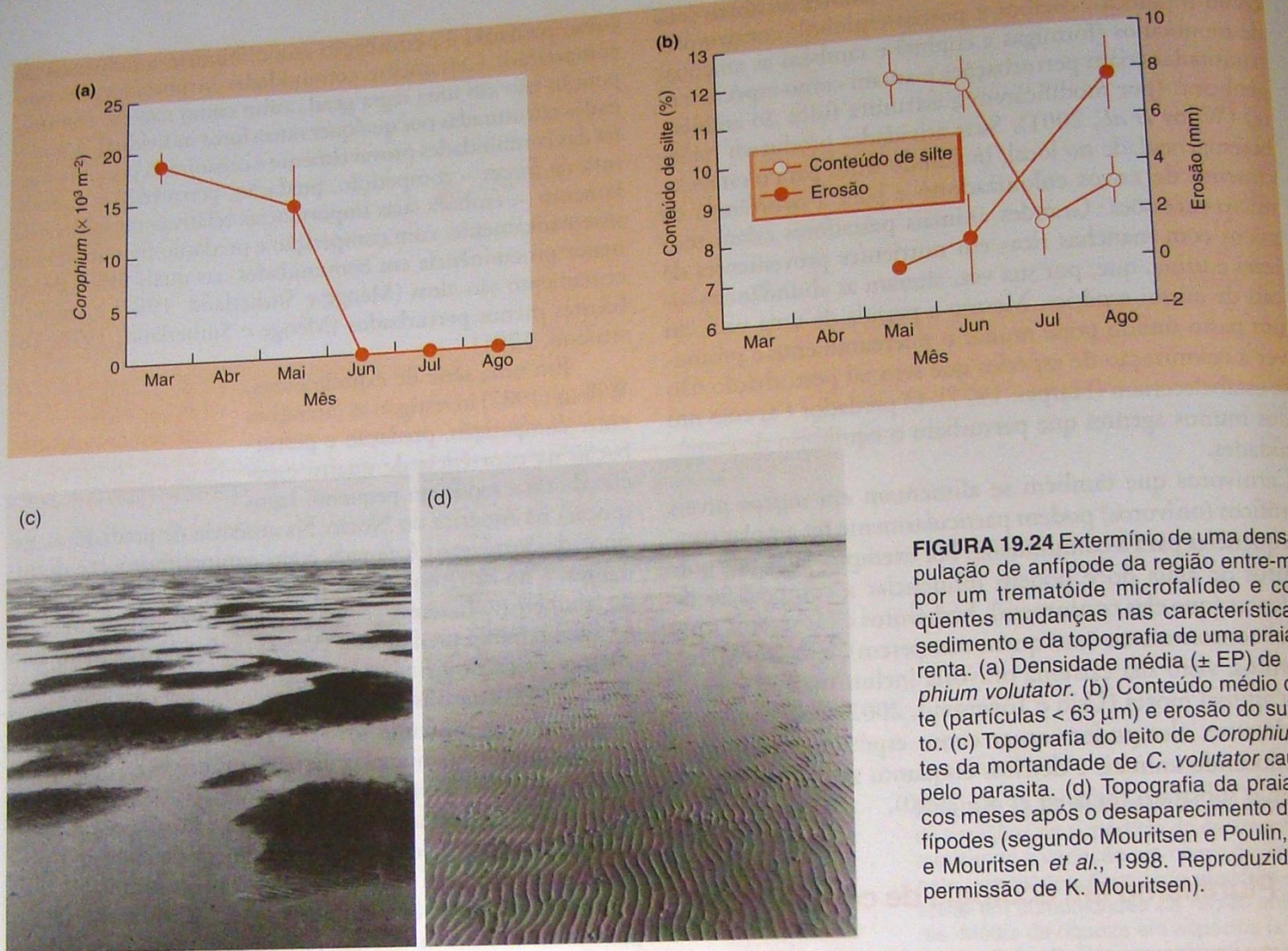


FIGURA 19.24 Extermínio de uma densa população de anfípode da região entre-marés por um trematóide microfálideo e conseqüentes mudanças nas características do sedimento e da topografia de uma praia barrenta. (a) Densidade média (\pm EP) de *Corophium volutator*. (b) Conteúdo médio de silte (partículas < 63 μ m) e erosão do substrato. (c) Topografia do leito de *Corophium* antes da mortalidade de *C. volutator* causada pelo parasita. (d) Topografia da praia poucos meses após o desaparecimento dos anfípodos (segundo Mouritsen e Poulin, 2002, e Mouritsen *et al.*, 1998. Reproduzida com permissão de K. Mouritsen).

As conseqüências de parasitismo também podem ser moderadas por condições físicas. O caramujo da lama *Hydrobia ulvae* e o anfípode *Corophium volutator* dominam a comunidade de macroinvertebrados bentônicos em praias barrentas no Mar Danish Wadden. Essas duas espécies servem como primeiro e segundo hospedeiro intermediário, respectivamente, para trematódeos microfálideos, tendo como hospedeiro definitivo os maçaricos (*Calidris* spp.). Os ovos dos trematóides são expelidos nas fezes e são acidentalmente ingeridas pelos caramujos detritívoros. A larva do parasito eclode e se reproduz dentro do caramujo, liberando na água diariamente grandes quantidades de cercárias natantes que em seguida procuram anfípodos. Como conseqüência de a liberação das cercárias dos caramujos ser temperatura-dependente, o parasito causa mortalidade dependente de intensidade nos anfípodos hospedeiros, que crescem rapidamente com aumentos de temperatura (Mouritsen e Jensen, 1997). Densidades de *C. volutator* em geral aumentam rapidamente durante a primavera e o verão, chegando freqüentemente a valores acima de 80.000 indivíduos por m² no início do outono (Mouritsen *et al.*, 1997). Uma vez que esses anfípodos constroem tocas permanentes em forma de U, que estabilizam o substrato, e também devido à sua distribuição em mancha (agregada), praias bar-

rentas dominadas por *Corophium* possuem uma característica topografia com um mosaico de platôs elevados (manchas com alta densidade) e depressões (manchas com baixa densidade) (Mouritsen *et al.*, 1998). Neste estado, o leito dominado por *Corophium* é bastante estável durante fortes tempestades que chegam à praia. Entretanto, durante a primavera de 1990, as temperaturas foram muito altas, resultando em uma alta prevalência de infecções por microfálideos nas populações de caramujos e, dentro de cinco semanas, o completo colapso das populações de anfípodos (Figura 19.24a) (Jensen e Mouritsen, 1992). Com o colapso dos anfípodos, que estabilizavam o sedimento, os platôs dominados por *Corophium* (que cobriam cerca de 80 ha) ficaram sujeitos à intensa erosão (Figura 19.24b). A característica topografia de praias barrentas com o passar do tempo desapareceu (Figura 19.24c, d), causando drásticas mudanças para muitos outros macroinvertebrados, tais como nemertinos, poliquetas, gastrópodes, bivalves e crustáceos.

Iniciamos este capítulo notando a diversidade de modos pelos quais uma única espécie pode afetar comunidades e ecossistemas. Seria errôneo

lembre-se de que algumas interações biológicas são positivas em seus efeitos

finalizarmos com a impressão de que competição, predação e parasitismo são as principais interações populacionais que determinam a organização de comunidades. Facilitação também é bastante significativa, embora, assim como discutido para outras interações, sua importância varie de acordo com as condições físicas. Assim, a presença de um dossel da alga marinha *Ascophyllum nodosum* em seu limite de distribuição superior na região entre-marés em comunidades do Golfo de Maine diminui a temperatura máxima diária do substrato rochoso em 5-10°C e as perdas por evaporação por uma ordem de grandeza, com efeitos positivos para o recrutamento, o crescimento e a sobrevivência de diversos organismos bentônicos (Bertness *et al.*, 1999). De fato, cerca de metade das interações populacionais registradas nesta comunidade foram positivas (facilitação). Por outro lado, no limite inferior de distribuição de *A. nodosum*, esta não torna as condições físicas mais amenas (elas não são tão severas nas porções inferiores da região entre-marés). Nesta região, o dossel da alga acaba por prover excelentes condições para herbívoros e carnívoros, tornando a pressão dos consumidores bastante severa.

Interações positivas entre espécies de plantas terrícolas também foram demonstradas em muitas comunidades (Wilson e Agnew, 1992; Jones *et al.*, 1994). As plantas às vezes se beneficiam de suas vizinhas por terem menor probabilidade de serem consumidas por herbívoros. Assim, Callaway e colaboradores (2000) examinaram o papel de duas plantas competitivamente dominantes e impalatáveis, o cardo *Cirsium obvalatum* com suas defesas físicas e *Veratrum lobelianum* com suas defesas químicas. Ambas são invasoras em campos na região central do Cáucaso na República da Geórgia. Entre as espécies do estudo, 44% (15/34) eram raras (< 1,0% de cobertura) em campos abertos, mas ocorreram com significativamente maior cobertura sob *C. obvalatum* e *V. lobelianum* (isto é, dentro de parcelas medindo 60 x 60 cm contendo uma das espécies impalatáveis). Oito espécies só foram encontradas sob as espécies impalatáveis, e as comunidades associadas a elas tinham 78-128% mais espécies em flores ou frutos que nos sítios de campos abertos. Aparentemente, espécies palatáveis podem evitar serem consumidas e, portanto, crescer e se reproduzir melhor, se estiverem associadas a uma vizinha impalatável.

Finalizando, vimos que os efeitos de predadores e parasitos não são restritos à suas presas/hospedeiros ou ainda aos seus competidores, ou aos competidores de suas presas. Às vezes, os efeitos se propagam para além de um único, ou adjacente, nível trófico e acabam por se espalhar por toda a teia alimentar. Este era o caso, por exemplo, da estrela-do-mar (ver Seção 19.4.2), das larvas de tricópteros parasitados (ver Seção 19.5) e da lagostim onívoro (ver Seção 19.6). Nos deteremos na complexidade de teias alimentares como um todo no próximo capítulo.

Resumo

Espécies individuais podem influenciar a composição de comunidades inteiras de diversas formas. Neste capítulo, focamos nas formas pelas quais competição, predação e parasitismo podem moldar comunidades.

A visão de que a competição interespecífica possui um papel central e poderoso na moldagem de comunidades foi inicialmente encorajada pelo princípio de exclusão competitiva, que implica um limite de similaridade entre espécies competidoras e, portanto, um limite de espécies que podem coexistir em uma dada comunidade até a saturação do espaço de nicho. É consenso que a competição às vezes afeta a estrutura de comunidades, embora também seja consenso o fato de a competição nem sempre possuir um papel fundamental. Portanto, outros fatores podem impedir a exclusão competitiva, seja pela redução de densidades ou pela reversão, periódica, da superioridade competitiva. Ainda, mesmo quando a competição é intensa, as espécies podem coexistir caso possuam distribuições agregadas, com cada espécie distribuída de forma independente das outras.

Evidências de estudos de comunidades envolvendo diferenciação de nicho no espaço e no tempo, em termos de uso de recursos importantes, são consistentes com o papel de competição na determinação da composição de comunidades. Entretanto, a mera documentação de diferenças entre espécies é insuficiente. A abordagem de estudo tem sido a construção de modelos nulos de comunidades que possuam algumas características de suas equivalentes reais (em termos de dieta, morfologia bucal ou distribuição das espécies coexistentes), mas que sejam montadas ao acaso, excluindo as consequências da competição. Comparações entre padrões previstos e observados algumas vezes têm dado suporte ao papel de competição, embora isto não seja uma regra em todos os casos.

Animais pastadores às vezes favorecem o aumento de riqueza em espécies de plantas (coexistência mediada por consumidor) por interromperem o processo de exclusão competitiva, impondo, portanto, sua própria ordem na composição de espécies. A coexistência de plantas mediada por pastadores é mais comum em situações ricas em nutrientes e nas quais as plantas consumidas preferencialmente são superiores competitivamente às plantas menos consumidas.

Animais carnívoros podem, de maneira semelhante, aumentar a riqueza em espécies de presas. Isto tem sido registrado para invertebrados em costões rochosos e comunidades de aves florestais, embora não para comunidades em fendas hidrotermais no fundo de oceanos ou estudos em ambientes terrestres envolvendo insetos e aranhas. O resultado final de predação em termos de riqueza em espécies depende, novamente, de diversos fatores, incluindo o padrão de preferência alimentar e as habilidades relativas das presas em termos de competição.

A incidência de um parasito, assim como em outros casos de consumo, pode determinar a presença ou não de uma espécie hospedeira em uma área; parasitos podem causar também efeitos pouco perceptíveis, influenciando espécies que interagem fortemente com outras ou ainda espécies engenheiras, seja em comunidades terrestres, de água doce ou marinhas. Os parasitos algumas vezes são responsáveis por coexistência medida por consumo.

As comunidades não são necessariamente estruturadas por um único processo biológico, e o papel de consumidores na moldagem da estrutura de comunidades pode depender das condições abióticas. Efeitos biológicos podem frequentemente ser menos significativos em comunidades em que as condições físicas são severas, variáveis ou imprevisíveis.